

UNTERSUCHUNGEN ZUM VERHALTEN
PÉLAGISCHER CRUSTACEEN
IM SEEAUSFLUSS

Alfons Regnauer

1975



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41551907_0028

U N T E R S U C H U N G E N Z U M V E R H A L T E N
P E L A G I S C H E R C R U S T A C E E N I M
S E E A U S F L U S S .

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
des Fachbereichs Biologie
der Ludwig-Maximilians-Universität
München

vorgelegt von
Alfons Regnauer aus
Seebruck
1975

1. Berichterstatter: Prof. Dr. Otto Siebeck

2. Berichterstatter: Prof. Dr. Jürgen Jacobs

Tag der mündlichen Prüfung: 17.7.1975



INHALT

	Seite
I. EINLEITUNG	1
II. FREILANDUNTERSÜCHUNGEN	5
II.1. Die Strömungsverhältnisse der untersuch = ten Seen (BANSEE/CHIEMGAU und KROTTENSEE/ OBERÖSTERREICH)	5
II.1.1. Untersuchungen am BANSEE	5
II.1.2. Untersuchungen am KROTTENSEE	10
II.2. Vergleich der horizontalen Planktonver = hältnisse innerhalb und außerhalb des zum Seeausfluß strömenden Wasserkörpers.	13
II.2.1. Methoden und Ergebnisse der Untersuchun = gen am BANSEE	13
II.2.2. Methoden und Ergebnisse der Unter = suchungen am KROTTENSEE	22
II.3. Die horizontale Planktonverteilung inner = halb des zum Seeausfluß strömenden Was = serkörpers unter dem Einfluß von tages = zeitlich- und witterungsbedingten Hel = ligkeitsunterschieden	31
III. FREILANDEXPERIMENTE ZUM VERHALTEN DER ZOOPLANKTER IN DURCHSTRÖMTEN RÖHREN IM BEREICH DES SEEAUSFLUSSES	57
III.1. Methodik und Fragestellung	57

III.2.	Ergebnisse der Strömungsexperimente	61
IV.	LABOREXPERIMENTE ZUR OPTISCHEN ORIENTIERUNG IN DER STRÖMUNG	69
IV.1.	Das Verhalten der Tiere während der Drift ..	69
IV.1.1.	Methodik	69
IV.1.1.A.	Strömungskanal und Strömungserzeugung .	69
IV.1.1.B.	Beschreibung der getesteten Helligkeits = muster	73
IV.1.1.C.	Das Testverfahren	77
IV.1.2.	Ergebnisse	80
IV.2.	Versuche zur Bedeutung des Beleuchtungs = musters für den Ort der Strömungskompen = sation	87
V.	DISKUSSION	97
VI.	ZUSAMMENFASSUNG	104
VII.	LITERATUR	108
VIII.	ANHANG	111

I. EINLEITUNG

WOLTERECK (1908) machte als Erster die Beobachtung, daß das aus dem Seeausfluß strömende Wasser nur einen Bruchteil der Anzahl tierischer Planktonorganismen enthält, die in der entsprechenden Wassermenge im See angetroffen werden; Auch während der Nacht, wenn die oberflächlichen Schichten des Sees reich an Zooplankton sind (Vertikalwanderung!), soll das ausfließende Wasser wenig Tiere enthalten. WOLTERECK schreibt, daß das Zooplankton dort abnimmt, wo die "ansaugende Wirkung" des Abflusses deutlich wird. Im Hinblick auf die damals üblichen, vom heutigen Standpunkt aus gesehen jedoch unzureichenden Methoden der Planktonfangtechnik einerseits und auf das Fehlen von Strömungsmessungen andererseits, sind die geschilderten Beobachtungen unvollständig und die daraus abgeleiteten Folgerungen unberechtigt.

Es wird heute nicht mehr bezweifelt, daß die Verteilung der beweglichen Zoo- und Phytoplankter, wenn auch mit Einschränkungen, eine Folge ihres Verhaltens ist. Das gilt für die vertikale und horizontale Verteilung gleichermaßen. Es zeigt sich, daß die Verbreitung dieser Organismen nicht - wie ursprünglich angenommen - durch die natürliche Begrenzung (Wasseroberfläche bzw. Seeboden), sondern durch verschiedene physikalische und chemische Faktoren innerhalb der freien Wasserzone gegeben ist (UBRIG, 1952; SMITH & BAYLOR, 1953; HARRIS & WOLFE, 1955; SCHRÖDER, 1959; SIEBECK, 1960; SOEDER, 1967). In vertikaler Richtung ändern sich mehrere ökologisch wichtige Faktoren (Strahlungsintensität, Temperatur, u.U. Chemismus wie O_2 - und CO_2 -Gehalt) oft so beträchtlich, daß es verhältnismäßig einfach ist, die obere und untere Begrenzung der vertikalen Verteilung der Plankter zu analysieren und zu verstehen. In

horizontaler Richtung gibt es derartige Unterschiede in den physikalischen und chemischen Faktoren in der Regel nicht; dennoch beobachtet man meist eine sehr auffällige Abnahme der Individuenzahlen mit Annäherung an das Ufer. Das dieser Tatsache zugrundeliegende Verhalten wird als "Uferflucht" bezeichnet (FOREL, 1874; ZACHARIAS, 1895; BURCKHARDT, 1910). Sie wurde von SIEBECK (1968) experimentell analysiert.

Das Uferfluchtverhalten könnte insofern biologisch sinnvoll d.h. auf ein Überleben der Planktonorganismen ausgerichtet sein, als es diese Tiere vom Seeausfluß fernhält. So würde eine Drift in den Abfluß verhindert werden, ohne daß eine Strömungswahrnehmung - welcher Art auch immer - erforderlich wäre. Diese Vorstellung steht in deutlichem Gegensatz zu der von WOLTERECK geäußerten; denn die von ihm gewählte Formulierung, daß die Individuenzahlen in Richtung Seeausfluß abnehmen, sobald die "ansaugende Wirkung deutlich wird" (WOLTERECK, 1908) bedeutet letzten Endes die Annahme einer mechanischen Perzeption der Strömung.

Welches Verhalten der Verminderung der Planktondichte in der Nähe des Seeausflusses auch immer zugrundeliegen mag, seine ökologische Bedeutung steht außer Zweifel. Denn in allen Seen mit Abfluß - und das ist die überwiegende Anzahl - besteht prinzipiell die Gefahr, daß die Planktonorganismen ausgedriftet werden. Diese Gefahr wird deutlicher, wenn man berücksichtigt, daß die Zooplankter kaum in der Lage sind, Strömungen mit einer Geschwindigkeit von nur wenigen Zentimetern pro Sekunde über eine größere Zeitspanne hinweg zu kompensieren bzw. in entgegengesetzter Richtung zu überwinden. Typische Durchflußseen, in denen die Strömungsrichtung des Zu- und Abflusses über den ganzen See vorherrscht, enthalten - von abgeschlossenen

Buchten abgesehen - kein Plankton (EINSELE, 1960). In den übrigen Seen kommt es jedoch zur Entfaltung einer mehr oder weniger reichhaltigen Planktonzusammensetzung. Auch in diesen Seen ist die Wassererneuerung durch Zu- und Abfluß mitunter beträchtlich. Wesentlich ist jedoch, daß sich in diesen Seen eine - z.B. in der Nähe des Zuflusses - herausgegriffene - vertikale Wassersäule nicht gleichmäßig in Richtung Abfluß und in diesen hineinbewegt, wie es in den oben erwähnten Durchflußseen der Fall ist, sondern, daß der Wasseraustausch so erfolgt, daß die oberflächlichen Schichten schnell, die tiefer liegenden nur langsam oder über längere Zeitabschnitte hinweg überhaupt nicht in den Austausch einbezogen werden.

Der Bestand einer Planktonbiozönose in einem See mit Zu- und Abfluß kann im Prinzip auf zweierlei Weise gewährleistet sein: 1) Die Reproduktionsrate kompensiert die Driftrate. In diesem Fall ist kein besonderer individueller Mechanismus zu fordern, der zur Wahrnehmung und Kompensation der Drift dient. 2) Die Reproduktionsrate kann den Driftverlust nicht ausgleichen, wenn dieser nicht durch ein geeignetes Verhalten relativ niedrig gehalten wird. Geeignetes Verhalten heißt, daß die Tiere in der Lage sind, die Drift mechanisch oder optisch bzw. durch beide Sinnesmodalitäten wahrzunehmen und durch eine geeignete Schwimmleistung zu kompensieren bzw. überzu kompensieren.

Die Frage nach der Existenz eines derartigen Verhaltens und seine Analyse waren Gegenstand meiner Untersuchungen, über die in der vorliegenden Arbeit berichtet werden soll. Zur Durchführung der Untersuchungen wurde folgendes Programm entwickelt:

1) Beschreibung der Strömungsverhältnisse in den untersuchten Seen, soweit sie für den genannten Fra =

genkomplex wesentlich sind, d.h. wie sie unter normalen Witterungsverhältnissen (normaler Pegelstand, nicht während oder nach ausgiebigen Regenfällen, bei Windstille oder Windstärken bis zu maximal 2) zur Zeit maximaler Planktondichten im See vorherrschen.

2) Bestimmung und Vergleich der horizontalen Planktonverteilung auf verschiedenen "Linien", die senkrecht zum Ufersaum bzw. in Richtung des Seeausflusses orientiert liegen.

3) Bestimmung der horizontalen Planktonverteilung innerhalb des Bereichs des zum Abfluß strömenden Wasserkörpers bei verschiedenen Witterungsbedingungen und zu verschiedenen Tageszeiten.

4) Freilandexperimente zum Verhalten der Zooplankter in durchströmten Röhren im Bereich des Seeausflusses und an anderen Orten.

5) Laborexperimente zur Analyse des Verhaltens der Zooplankter in der Strömung.

Die erwähnten Freilanduntersuchungen (Punkt 1 - 3) habe ich an zwei verschiedenen Seen durchgeführt, um einen unter Umständen wesentlichen Einfluß lokaler Besonderheiten in einem der beiden Seen zu erkennen und so für grundsätzliche Betrachtungen ausschließen zu können.

II. FREILANDUNTERSUCHUNGEN

II.1. Die Strömungsverhältnisse der untersuchten Seen (BANSEE/CHIEMGAU und KROTTENSEE/OBERÖSTERREICH).

II.1.1. Untersuchungen am BANSEE.

Der BANSEE ist ein relativ kleiner, flacher See (Areal: 3300 m²; max. Tiefe: 4,0 m) im SEEONER SEEN = GEBIET nördlich des CHIEMSEES. Wegen seines arten- und individuenreichen Planktonbestandes und wegen seines relativ hohen Zu- und Abflusses bei gleich = bleibendem Pegelstand schien er mir für die vorge = sehenen Untersuchungen von Anfang an für besonders geeignet.

Die Aufnahme und Darstellung der Strömungsverhält = nisse ist ohne hinreichende Kenntnis der Seentopo = graphie nicht möglich. Da geeignete Karten fehlten, mußte zunächst eine Seekarte erstellt werden. Zur Erleichterung der Vermessungen führte ich diese Ar = beiten bei geschlossener Eisdecke durch (März 1970). Die mit Hilfe eines Kern-Nivellierinstruments (Typ GKO-EC) und eines Kompasses bestimmten Ufer- und Lotungspunkte lieferten die Grundlage für die in Abbildung 1 dargestellte Seekarte im Maßstab 1:1750.

Richtung und Geschwindigkeit der horizontalen Strö = mungen wurden mit Driftkörpern bestimmt. Jeder Drift = körper bestand aus zwei kreuzförmig, im rechten Winkel angeordneten und mit einer Plastikfolie bespannten Drahtrahmen von 60 x 20 cm Fläche, welche mit einer Angelschnur an einem Kork von 5 cm Durchmesser be = festigt waren. Je nach Länge der Angelschnur konnten die Driftkörper in verschiedenen Tiefen ausgesetzt, durch unterschiedliche Färbung der Schwimmkorken erkannt und voneinander unterschieden werden. Die Bestimmung

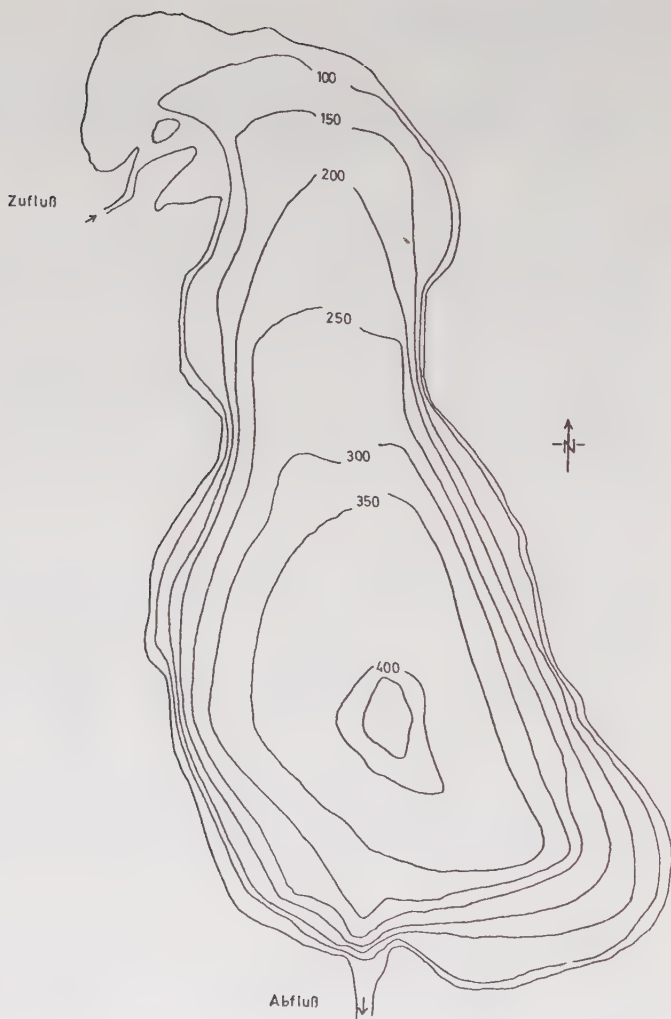


Abb. 1: BANSEE (1:1750), Tiefenkarte.
Eingezeichnete Isobathen für 100 - 400 cm
Wassertiefe.

ihrer Position erfolgte vom Ufer aus, indem ein Ge =
hilfe eine Meßlatte mit dem Ruderboot zum Schwimmkork
brachte und dort senkrecht zur Wasseroberfläche
aufstellte, sodaß eine Vermessung vom Ufer aus mög =
lich war.

Die Strömungsverhältnisse wurden über einen längeren
Zeitraum (April - Dezember 1970) wiederholt über =
prüft, bis gesichert war, daß die gefundene Strömungs =
verteilung unter normalen Witterungsbedingungen als
charakteristisch bewertet werden konnte. Die in 30 cm,
50 cm, 75 cm, 100 cm, 150 cm und 200 cm Tiefe ausge =
setzten Driftkörper erfaßten nicht nur die Wassermas =
sen, die in den Ausfluß gelangten, sondern auch darunter
liegende Wasserkörper. Die Ergebnisse dieser Beobachtun =
gen sind in den Abbildungen 2 und 3 dargestellt. Es
ergibt sich folgendes Bild: Der Weg des durch den Zu =
fluß in den See strömenden Oberflächenwassers wird an =
fangs durch die Richtung des Einrinnns bestimmt. Das
Wasser bewegt sich in nordöstlicher Richtung und wird
am Ostufer durch die Form des Seebeckens nach Süd =
westen abgelenkt. Die Strömung erreicht das Westufer
etwa in Höhe der halben Länge der Seelängsachse, wo es
zu einer erneuten Umlenkung kommt, diesmal nach Osten.
Dort entsteht eine sich im Gegenuhrzeigersinn drehende
Strömungswalze (Walze II), die die Ursache für die
Bildung einer weiteren, sich im Uhrzeigersinn drehenden
Walze (Walze III) im östlichen Teil des Sees ist. Wie
die Strömungslinien zeigen, gelangt ein Teil dieses
Wassers in den Ausfluß, ein anderer strömt an diesem
vorbei und bewegt sich in nördöstlicher Richtung wei =
ter. Es sei hier besonders hervorgehoben, daß das in
den Ausfluß strömende Wasser ausschließlich der
Walze III entstammt.

Die Strömungskarte für die 1-m-Tiefe (Abb. 3) zeigt;
daß auch hier, wie beim Oberflächenwasser, die Wasser =
massen an den Standwalzen I und II beteiligt sind. Im
Gegensatz hierzu bewegt sich das Wasser im Bereich

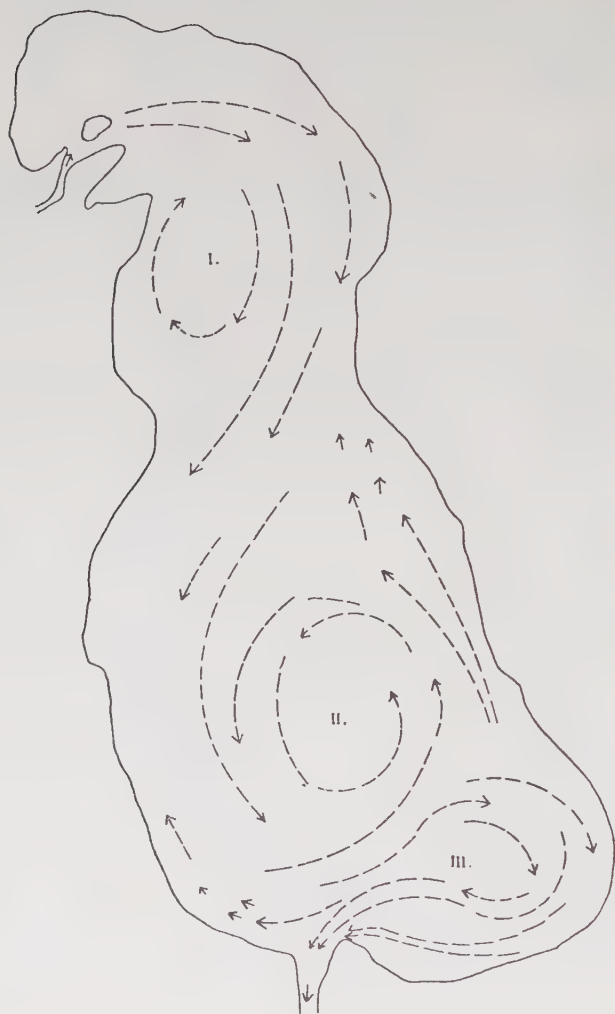


Abb. 2: PANSEE. Hauptströmungsrichtungen in 30 cm Tiefe. Mit den Ziffern I - III sind die vorherrschenden horizontalen Wasserwalzen bezeichnet.

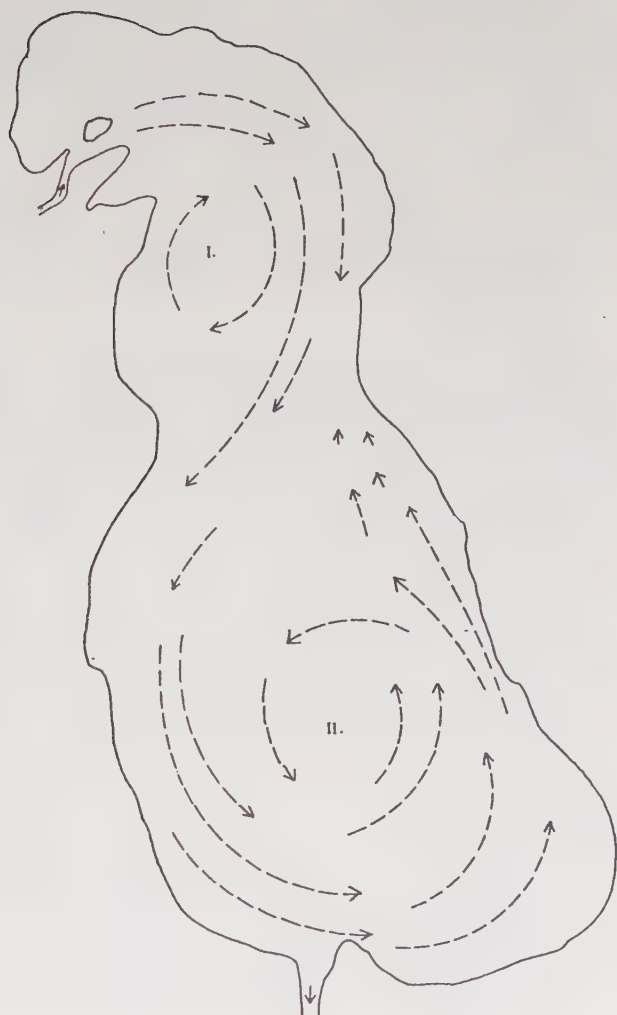


Abb. 3: BANSEE. Hauptströmungsrichtungen in 100 cm Tiefe. Man beachte, daß in diesem Tiefenbereich keine Strömungslinien in den Seeausfluß gerichtet sind. (vgl. Abb. 2).

der Standwalze III (vgl. Abb. 2) unabhängig von der Oberflächenströmung in östlicher Richtung. Am Süde = ende des Sees können also zwei Wasserkörper unter = schieden werden, die sich entgegengesetzt zueinander bewegen. Der Übergang zwischen diesen beiden Wasser = körpern entgegengesetzter Strömung liegt etwa in 75 - 100 cm Tiefe. In dieser Tiefe ausgesetzte Drift = körper bleiben entweder unbeweglich, oder sie bewegen sich mit geringer Geschwindigkeit in wechselnden Richtungen.

Innerhalb des zum Seeausfluß strömenden Wassers wur = den vier Bojen ($A_0 - A_3$) über eine Gesamtlänge von ca 64 m verlegt und die Strömungsgeschwindigkeiten zwischen den einzelnen Bojen gemessen. In der Regel beträgt die mittlere Strömungsgeschwindigkeit zw = ischen den Bojen $A_3 - A_2$ 1,0 cm/sec, zwischen $A_2 - A_1$ 1,3 - 1,5 cm/sec und zwischen $A_1 - A_0$ 3,0 - 4,0 cm/sec. Un = mittelbar am Ort der genannten Bojen wurden mit Hilfe der Fluoreszin-Farbversetzmethode folgende Werte gefunden: Bei $A_3 < 1$ cm/sec (meist zwischen 0,3 - 0,5 cm/sec), bei $A_2 > 1,5$ cm/sec (meist 1,8 - 2,0 cm/sec), bei A_1 etwa 3,0 cm/sec und bei A_0 Werte um 8,0 cm/sec.

II.1.2. Untersuchungen am KROTTENSEE.

Der KROTTENSEE ist erheblich größer und tiefer als der BANSEE (Areal: 85510 m²; max. Tiefe: 45,0 m). Wie dieser enthält auch der KROTTENSEE in der wärmeren Jahreszeit eine arten- und individuenreiche Plank = tonbiozoenose.

Auch für den KROTTENSEE fehlte geeignetes Kartenmate = rial zur Darstellung der Hauptströmungsrichtungen. Der See wurde deshalb im Juli 1971 vermessen; das Ergebnis dieser Arbeit ist in Abbildung 4 im Maßstab 1:2250 dar = gestellt. Die Strömungsuntersuchungen wurden in gleicher = eise wie im BANSEE durchgeführt; in diesem Fall jedoch auf den engeren Bereich um den Abfluß beschränkt. Die



Abb.4 : KROTTENSEE (1:2250) Tiefenkarte mit eingetragenen Isobathen von 5,0-45,0 m. Entnahmestellen im Ausflusbereich (A3 -A1) und entlang der Punkte H1 - H5 .Entnahmest. in der Seemitte:H6.

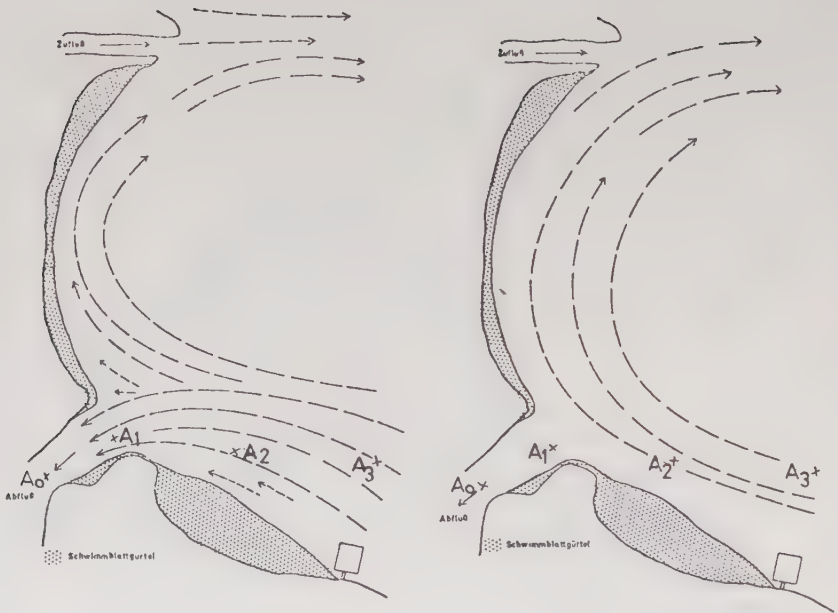


Abb. 5: Ausflußbereich des KROTTENSEES (1:600). Haupt = strömungsrichtungen in 50 cm Tiefe (links) und in 100 cm Tiefe (rechts).

wesentlichen Befunde sind in Abbildung 5 eingetragen. Daraus ergibt sich, daß der Oberflächenbereich bis zu einer Tiefe von ca 50 cm in Richtung Seeausfluß strömt. An den innerhalb des Ausflußbereichs angebrachten Bojen ($A_3 - A_0$) wurden folgende Strömungsgeschwindigkeiten gemessen: $A_0 = 5,0-6,0$ cm/sec; $A_1 = 2,0-3,0$ cm/sec; $A_2 = 1,0-1,5$ cm/sec und $A_3 = 0,5-0,8$ cm/sec.

Vergleicht man die Ergebnisse der an beiden Seen durch = geführten Strömungsmessungen, so ergibt sich, daß die Seentopographie einerseits und die Richtung des in den See einströmenden Wassers andererseits Ursache für ein mehr oder weniger kompliziertes Strömungssystem innerhalb des Seebeckens ist. Unter der gegebenen ther = mischen Schichtung strömt jeweils ausschließlich Ober = flächenwasser bis zu einer Tiefe von max. 60 cm im BANSEE

und bis zu einer Tiefe von max. 50 cm im KROTTENSEE in Richtung Seeausfluß. Aber nur ein Teil dieser Wasserkörper gerät tatsächlich in den Abfluß; der Rest wird auf verschiedenem Weg in das Seebecken zurück = geführt.

II.2. Vergleich der horizontalen Planktonverteilung innerhalb und außerhalb des zum Seeausfluß strömenden Wasserkörpers.

In Seen mit einer im großen und ganzen gleichen Horizontüberhöhung an allen Uferabschnitten und einer seeeigenen Strömung, die nur sehr gering ausgebildet ist oder im wesentlichen parallel zum Ufer verläuft, beobachtet man eine charakteristische Abnahme der Individuenzahlen des Zooplanktons in Richtung Ufer. Durch folgende Untersuchungen sollte festgestellt werden, ob und in welcher Weise sich die außerhalb des zum Seeausfluß strömenden Wasserkörpers gefundene Horizontalverteilung von jener innerhalb des zum Abfluß strömenden Wasserkörpers unterscheidet.

II.2.1. Methoden und Ergebnisse der Untersuchungen am BANSEE.

Neben dem Ausflußbereich mit den Fangstationen A_0 , A_1 , A_2 und A_3 (Gesamtlänge 64,0 m; Abstand zwischen A_0 - A_1 : 22,0 m; zwischen A_1 - A_2 : 16,0 m und zwischen A_2 - A_3 : 26,0 m) wurden vier weitere Fangbereiche (Linien I - IV) mit jeweils 5 Entnahmestellen (H_1 - H_5 mit den Uferabständen 0, 3, 6, 10 und 20 m) festgelegt. Die Station H_6 diente zur Bestimmung der Vertikalverteilung des Zooplanktons (vgl. Abb. 6). Hier wurden an der Seeoberfläche in 1,0 m; 2,0 m und 3,0 m Tiefe je 10 Proben zu je 1 l Wasser mit der 1-l-Fließwasserschöpfflasche (Modell ZUELLIG) entnommen. In entsprechender Weise verfuhr ich an allen übrigen Stationen, doch beschränken sich die Fänge in all diesen Fällen auf eine Wassertiefe zw =



Abb. 6: BANSEE (1:1750).Entnahmestellen im Ausfluß =
bereich (A₃-A₀) und entlang verschiedener "Linien"
(I-IV mit den Entnahmestationen H₁-H₅ im Abstand von
0,3,6,10 und 20 m vom Ufer).H₆ = Ort der Vertikal =
profilaufnahme.

schen 30 - 50 cm, da die Horizontalverteilung nur in diesem Bereich wichtig ist. Die Planktonentnahmen fanden jeweils um 17 Uhr und um 20 Uhr statt. Die Wasserproben wurden filtriert, der Fang mit Formol fixiert und unter dem Mikroskop nach Arten getrennt ausgezählt. Neben dem Zooplankton (BOSMINA LONGIROSTRIS, MESOCYCLOPS LEUCKARTI, EUDIAPTOMUS GRACILIS und ASPLANCHNA PRIODONTA) wurde als Vertreter der unbeweglichen Organismen die Diatomee SYNEDRA ACUS ANGUSTISSIMA gewählt. In diesem Fall wurden je Fangstation 100 l Wasser mit einer Schlauchpumpe in einen Wasserbehälter gepumpt und daraus, nach ausgiebiger Durchmischung, jeweils 3 Stichproben zu je 1 l Wasser entnommen. Die Algen wurden mit Jodjodkalium fixiert und mit Hilfe des Umkehrmikroskops ausgezählt.

Die Untersuchungen wurden in der Zeit vom 22.4. - 25.4.74 (vier Wiederholungen) durchgeführt. Die Witterungsverhältnisse zeigten eine Bewölkung zwischen 5/10-10/10, bei Luftbewegungen bis Windstärke 1 und z.T. Nieselregen (am 25.4.74). Die Kontrolle der Strömungsverhältnisse ergab folgendes: 1) In den Arealen der Fangbereiche I, III, IV (vgl. Abb. 6) sehr langsame Strömung "parallel" zur Uferlinie. 2) Der Fangbereich II zeigte keine feststellbaren Strömungen. 3) Innerhalb des Ausflußbereichs wurden an den einzelnen Stationen folgende Strömungsgeschwindigkeiten gemessen (Mittelwerte): $A_0 = 8,1(\pm 0,4)$ cm/sec; $A_1 = 3,0(\pm 0,4)$ cm/sec; $A_2 = 1,8(\pm 0,3)$ cm/sec und $A_3 = 0,3(\pm 0,1)$ cm/sec. Die in allen Fangbereichen bestimmten Wassertemperaturen führten zu demselben Ergebnis: Homothermie in vertikaler und horizontaler Richtung ($\sim 10,4^\circ$ C).

Die Ergebnisse sind in den Abbildungen 7-11 dargestellt (vgl. auch Anhang Abb. 1-11). Sie lassen sich wie folgt zusammenfassen:

1) Im Gegensatz zu dem Rotator ASPLANCHNA PRIODONTA zeigen die Planktoncrustaceen z.T. beträchtliche Unter-

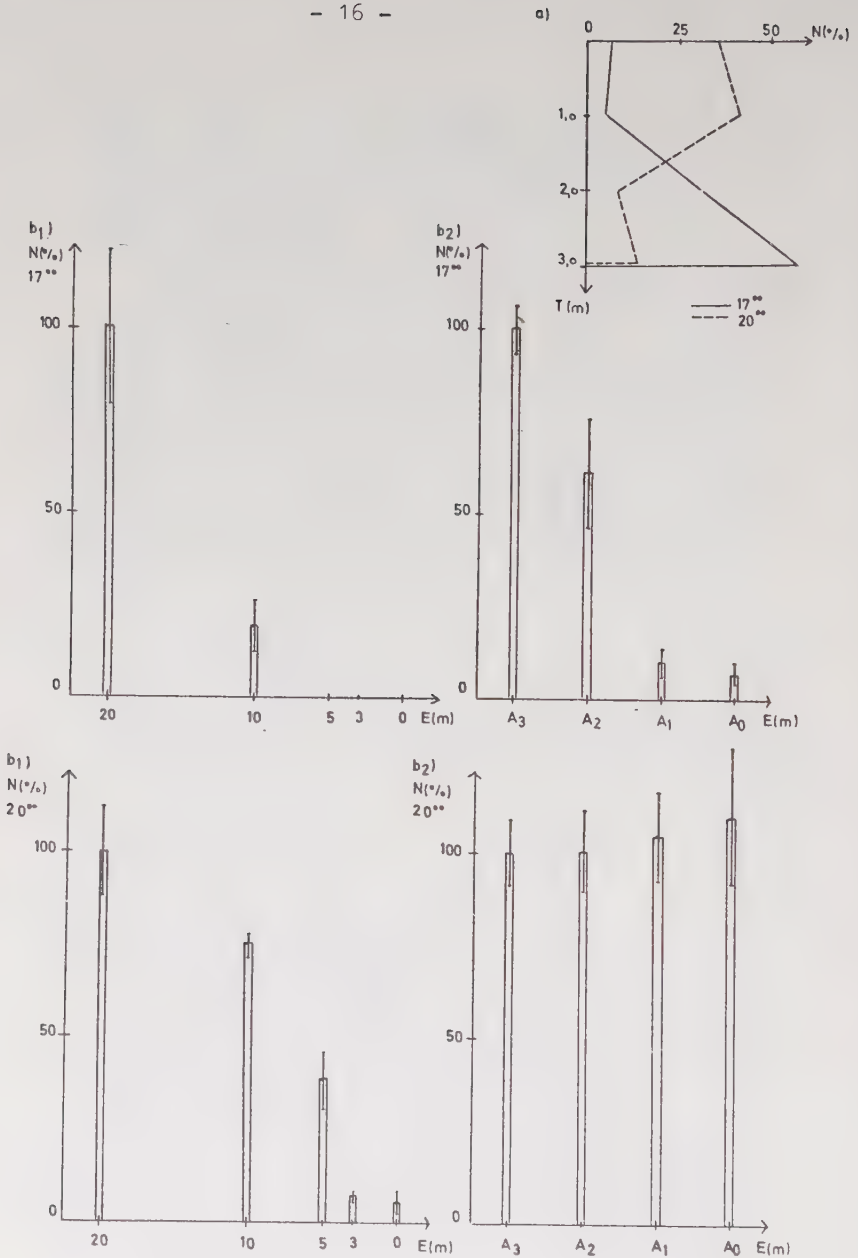


Abb.7: Verteilungsbilder von MESOCYCLOPS LEUCKARTI im BANSEE, am 22.4.74 um 17 bzw. 20 Uhr.
a) Vertikalverteilung in der Seemitte,
b) Horizontalverteilung : b1) entlang Linie I; b2) im Ausflußbereich (vgl. Abb.6). Abszisse: Entfernung vom Ufer(m), Ordinate: Tierzahlen in Prozent, auf den jeweils am weitesten seewärts erzielten Fang bezogen.

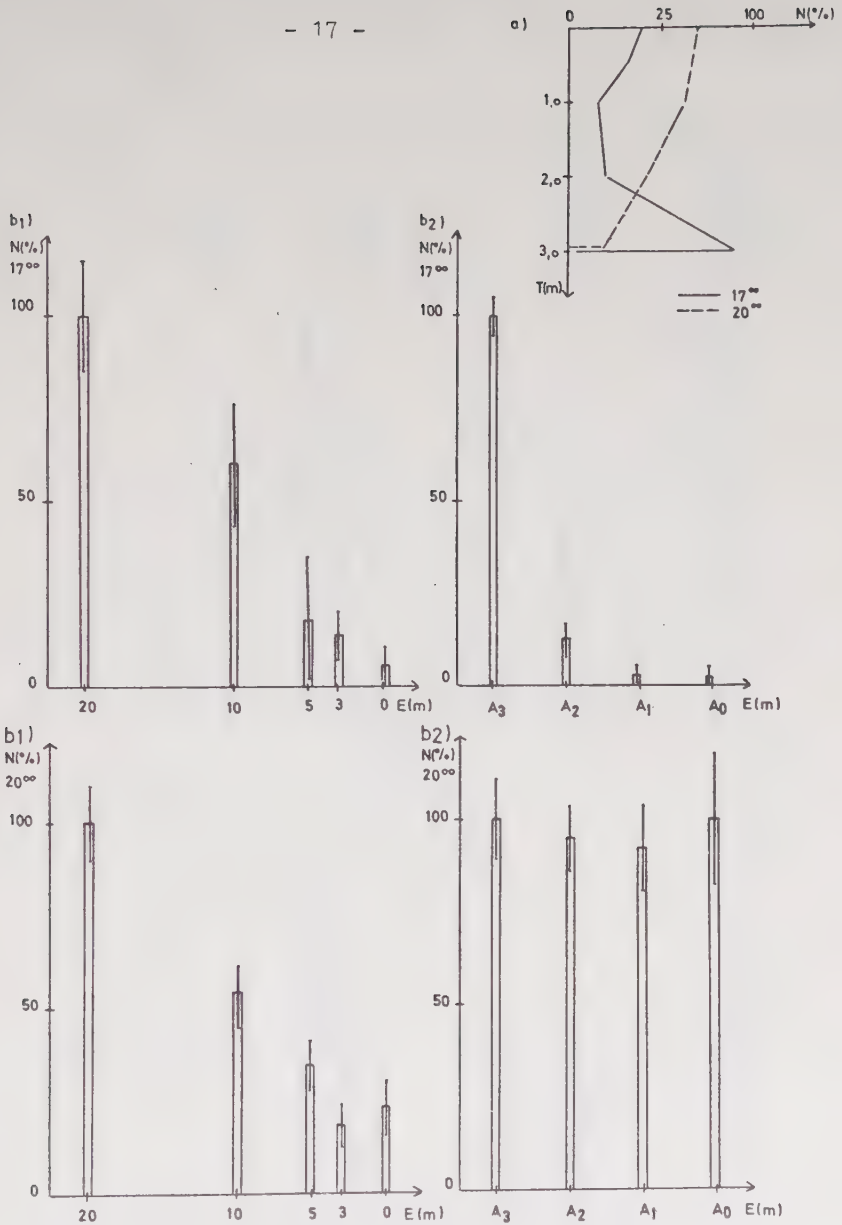


Abb.8: Verteilungsbilder von *BOSMINA LONGIROSTRIS* im BANSEE, am 23.4.74 um 17 bzw. 20 Uhr.
a) Vertikalverteilung in der Seemitte;
b) Horizontalverteilung: b1) entlang Linie II; b2) im Ausflußbereich (vgl. Abb.6). Abszisse: Entfernung vom Ufer (m); Ordinate: Tierzahlen in Prozent, auf den je = weils am weitesten seewärts erzielten Fang bezogen.

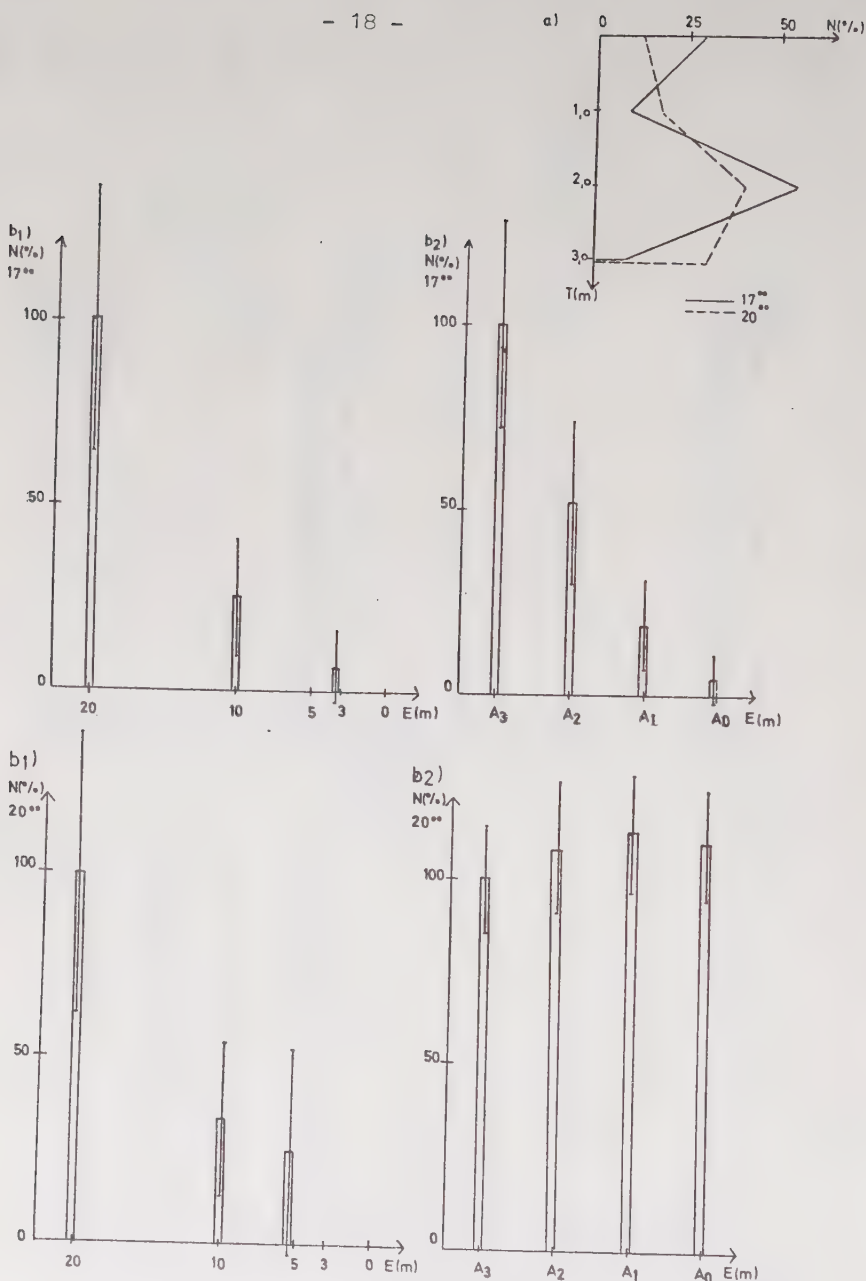


Abb.9: Verteilungsbilder von EUDIAPTOMUS GRACILIS im BANSEE, am 24.4.74 um 17 bzw. 20 Uhr.
a) Vertikalverteilung in der Seemitte;
b) Horizontalverteilung: b1) entlang Linie III; b2) im Ausfließbereich. (vgl. Abb.6). Abszisse: Entfernung vom Ufer (m); Ordinate: Tierzahlen in Prozent, auf den je = weils am weitesten seewärts erzielten Fang bezogen.

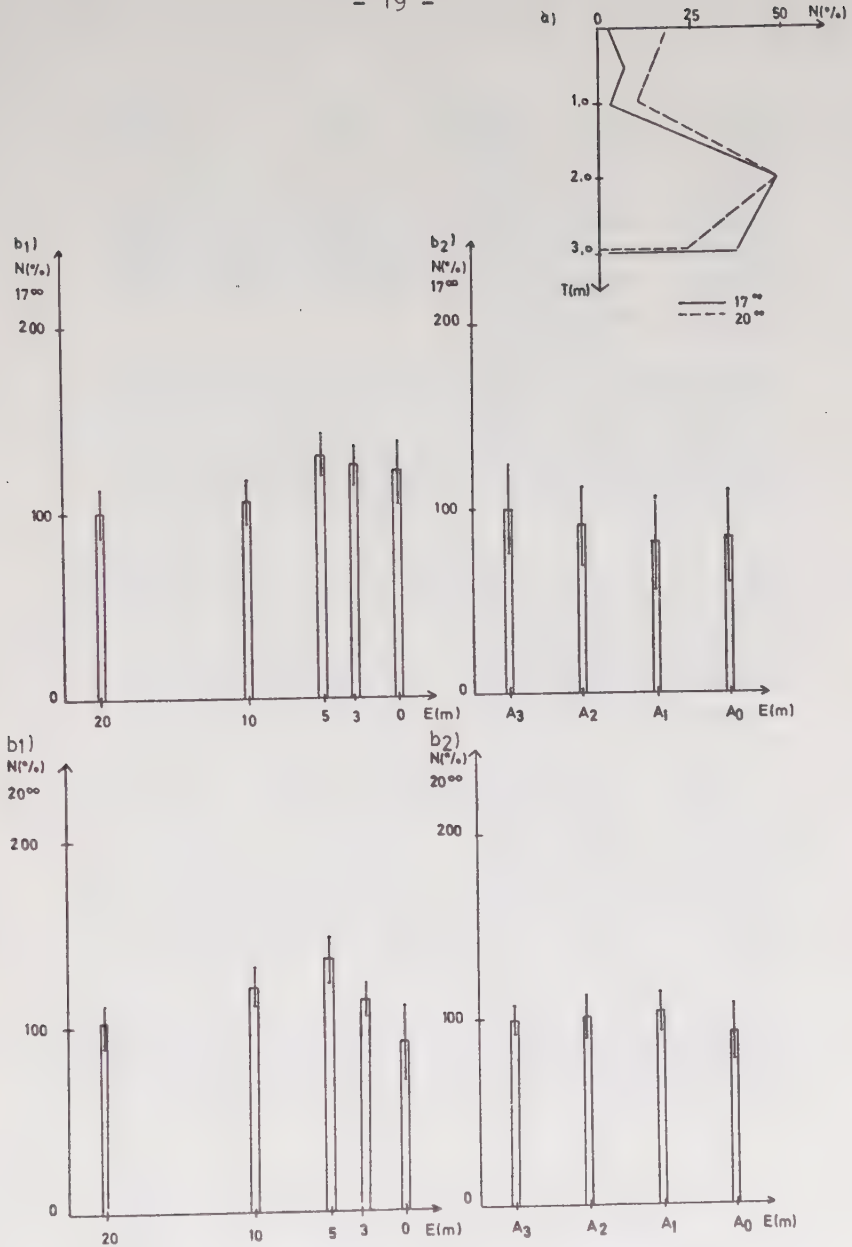


Abb.10: Verteilungsbilder von ASPLANCHNA PRIODONTA im BANSEE, am 25.4.74 um 17 bzw. 20 Uhr.
a) Vertikalverteilung in der Seemitte;
b) Horizontalverteilung: b1) entlang Linie IV; b2) im Ausfluszbereich (vgl. Abb.6). Abszisse: Entfernung vom Ufer (m); Ordinate: Tierzahlen in Prozent, auf den je = weils am weitesten seewärts erzielten Fang bezogen.

schiede in den Vertikalverteilungen zwischen 17 und 20 Uhr. Die oberflächlichen Wasserschichten, die zum größten Teil in den Abfluß geraten, werden gegen Abend reichlich von diesen Tieren bevölkert und sind somit, da sie bis zum frühen Morgen in dieser Zone bleiben, für etwa 12 Stunden/Tag besonders gefährdet, in den Seeausfluß zu geraten.

2) Die Crustaceen zeigen außerhalb des Abflußbereichs eine auffällige Abnahme der Individuenzahlen in Richtung Ufer, und zwar sowohl um 17 Uhr (bei Helligkeit!) als auch um 20 Uhr (bei Dunkelheit!). Die gefundenen Horizontalverteilungen sind typisch für den ufernahen Bereich und lassen sich zwanglos auf das Phänomen der "Uferflucht" zurückführen. Bei *ASPLANCHNA PRIODONTA* wurde bei diesen Untersuchungen keine entsprechende oder ähnliche Verteilung festgestellt. Sie kommt aber normalerweise vor, wie die wiederholt durchgeführten Untersuchungen von PREISLER (1974) beweisen.

3) Innerhalb des Ausflußbereichs zeigen die Crustaceen eine ähnliche Horizontalverteilung wie außerhalb dieses Bereichs: Die Individuenzahlen nehmen in Richtung Abfluß in auffälliger Weise ab, aber - und darin liegt der wesentliche Unterschied - nur bei Tag. In der Nacht lassen sich keine signifikanten Abnahmen entlang der Entnahmepunkte A_3 - A_0 feststellen. Bei *ASPLANCHNA* zeigt sich während der Dunkelheit und auch bei Tageslicht eine im wesentlichen gleiche Horizontalverteilung. Die Tiere kommen in statistisch nicht unterscheidbaren Tierdichten bis zum Seeausfluß vor.

4) Die unbewegliche Diatomee *SYNEDRA* (Abb. 11) zeigt sowohl innerhalb des Bereichs ausfließenden Wassers, als auch außerhalb Gleichverteilung.

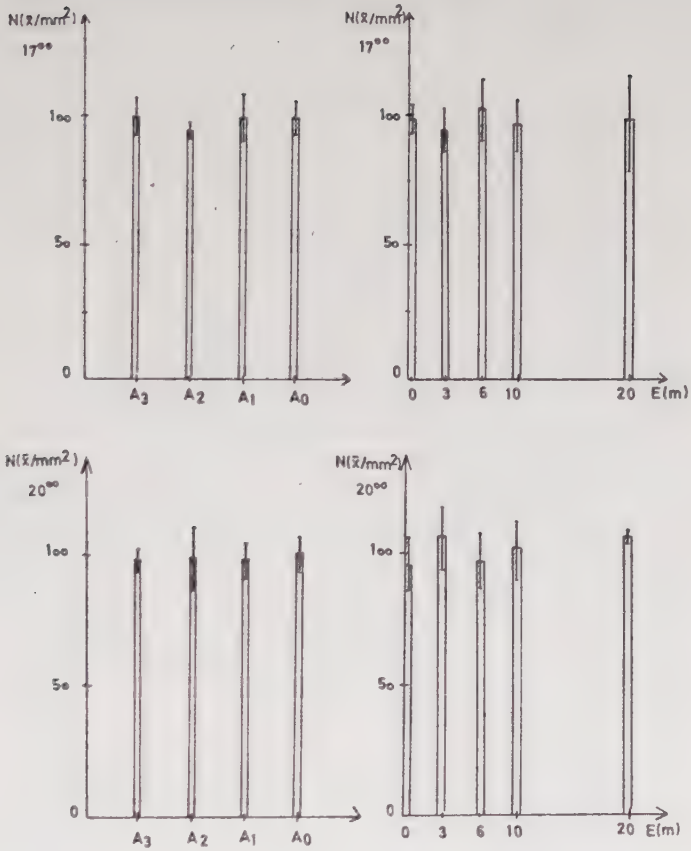


Abb.11 : Horizontalverteilung von SYNEDEIRA ACUS ANGUSTIS = SIMA im RANCEF, am 25.4.74 im Ausflußbereich und entlang der Linie III(vgl.Abb.6) um 17 und um 20 Uhr.

II.2.2. Methoden und Ergebnisse der Untersuchungen im KROTTENSEE.

Neben dem Ausflußbereich mit den Fangstationen A_0, A_1, A_2 und A_3 (Gesamtlänge: 50,0 m; Abstand zwischen A_0-A_1 : 14 m; zwischen A_1-A_2 : 18 m und zwischen A_2-A_3 : 18 m) wurde ein weiteres Fangareal auf der dem Ausfluß gegenüberliegenden Uferseite des Sees mit 5 Entnahmestellen ($H_1 - H_5$ mit den Uferabständen 0, 3, 6, 10 und 20 m) ausgewählt. Mit H_6 wird die sich etwa in der Seemitte befindliche Fangstation bezeichnet (vgl. Abb. 4). An diesen Punkten wurden aus einer Tiefe zwischen 30 - 50 cm mit einer Schlauchpumpe je 10 Stichproben zu je 3 l Wasser entnommen. Die Wasserproben wurden filtriert, der Fang mit Formol fixiert und unter dem Mikroskop nach Arten getrennt ausgewertet. Neben den Planktoncrustaceen (*DAPHNIA LONGISPINA*, *CERIODAPHNIA QUADRANGULA*, *EUBOSMINA LONGISPINA*, *EUDIAPTOMUS GRACILIS* und *CYCLOPS PRAEALPINUS*) wurde als Vertreter eines unbeweglichen Organismus die Grünalge *CHLORELLA spec.* berücksichtigt. Entnahme und Auswertung von *CHLORELLA* geschah analog zu den Arbeiten am BANSEE.

Die Fänge wurden während einer Schönwetterperiode (Bewölkung 0/10; Windstille) am 19.7. und 20.7.72 jeweils um 18 und um 21 Uhr durchgeführt. Strömungskontrollen zeigten, daß in dem Fangareal im Uferbereich gegenüber dem Seeausfluß keine vom oder zum Ufer gerichteten Strömungen existierten: Ausgesetzte Driftkörper bewegten sich längs des Ufers mit einer Geschwindigkeit von etwa 0,1 cm/sec. An den Stationen des Seeausflusses wurden folgende mittlere Geschwindigkeiten (Mittelwerte) gemessen: $A_3 = 0,8(\pm 0,1)$ cm/sec; $A_2 = 1,1(\pm 0,1)$ cm/sec; $A_1 = 2,4(\pm 0,2)$ cm/sec und $A_0 = 5,6(\pm 0,4)$ cm/sec.

Die Ergebnisse sind in den Abbildungen 12 - 17 dargestellt. Zusammenfassend kann gesagt werden:

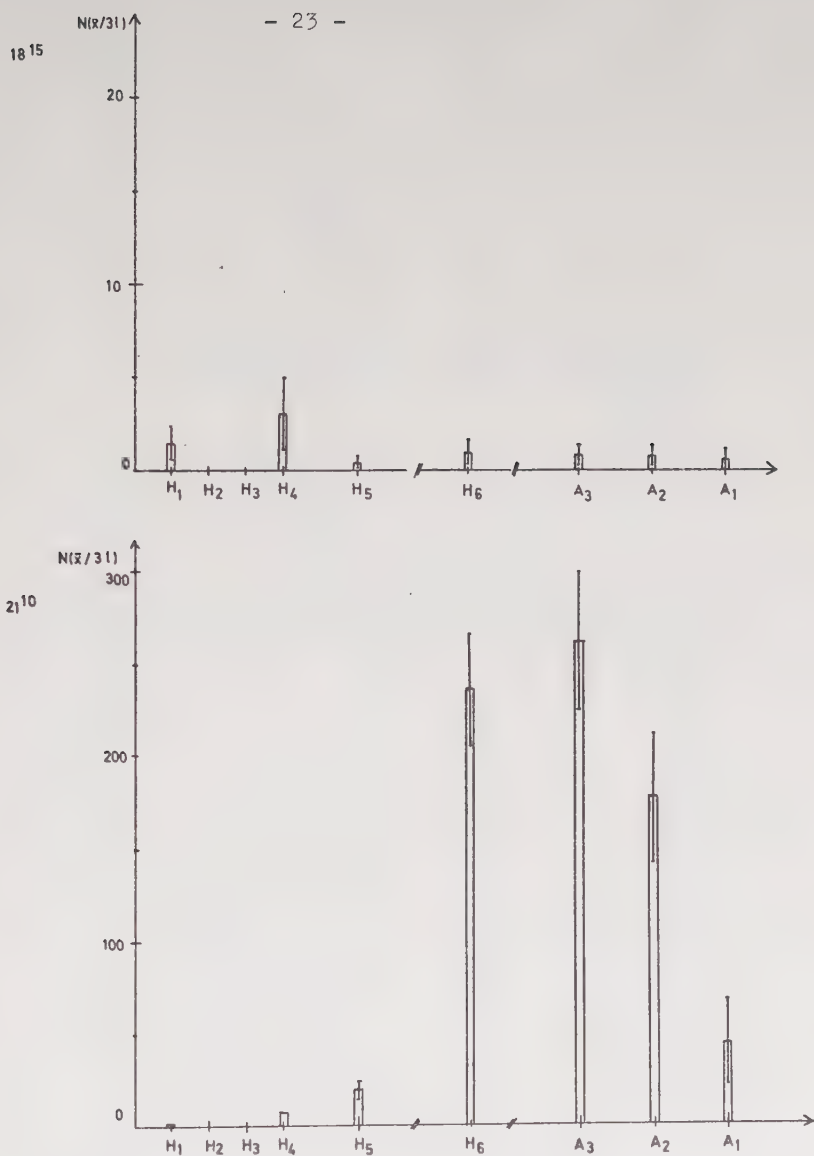


Abb.12: KROTTENSEE, 19.7.72. Horizontalverteilung von DAPHNIA LONGISPINA im Ausflußbereich (A₃ - A₁) und am gegenüberliegenden Ufer (H₁ - H₆) um 18,15 und 21,10 Uhr (vgl. Abb.4).

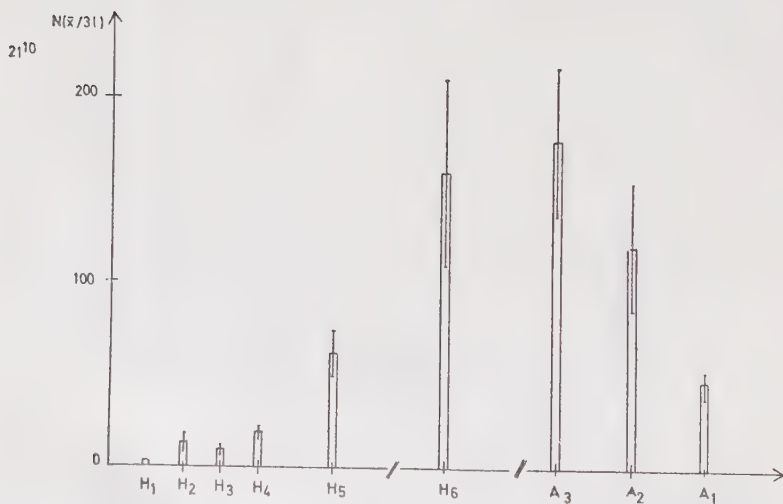
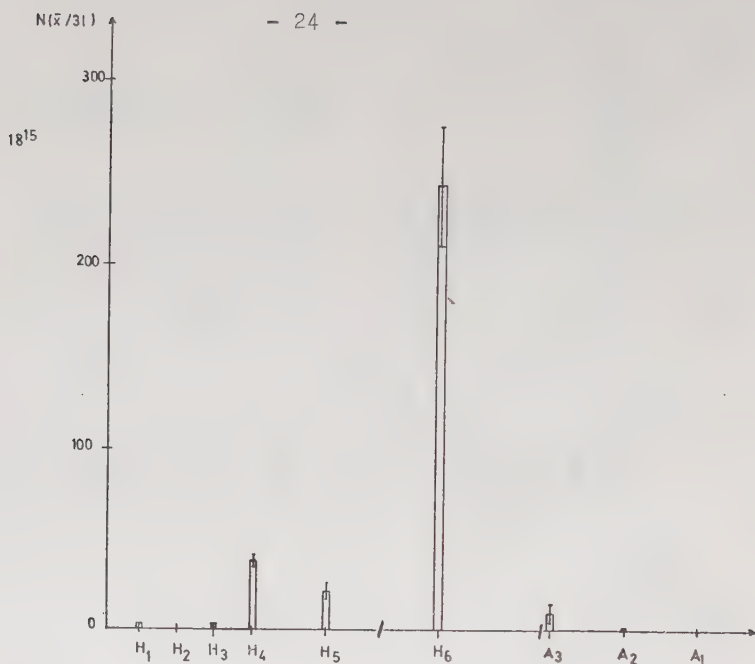


Abb.13: KROTTENSEE, 19.7.72. Horizontalverteilung von *CERIODAPHNIA QUADRANGULA* im Ausflußbereich ($A_3 - A_1$) und am gegenüberliegenden Ufer ($H_1 - H_6$) um 18,15 und 21,10 Uhr (vgl. Abb.4).

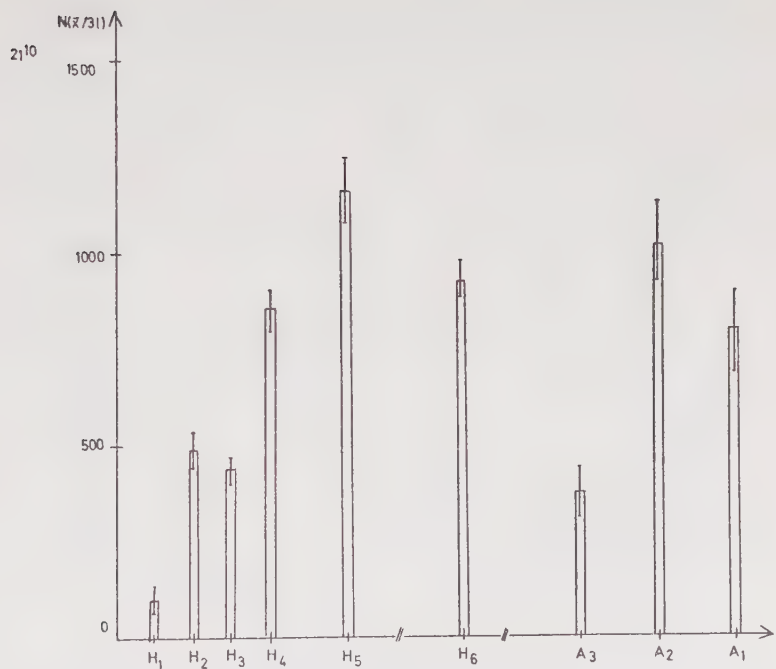
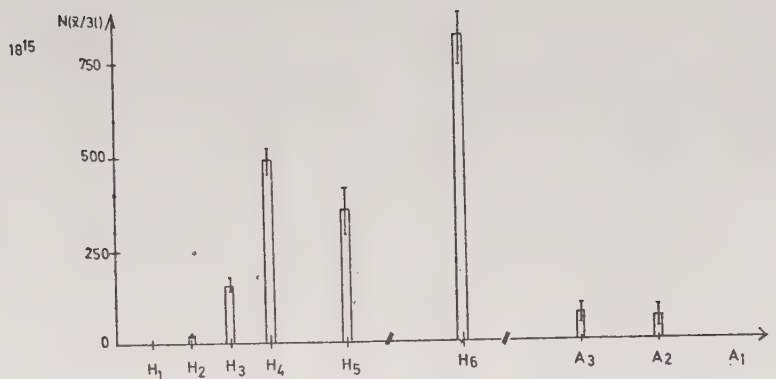


Abb.14: KROTTENSEE, 19.7.72. Horizontalverteilung von *EUBOSMINA LONGISPINA* im Ausflußbereich ($A_3 - A_1$) und am gegenüberliegenden Ufer ($H_1 - H_6$) um 18,15 und 21,10 Uhr (vgl. Abb.4).

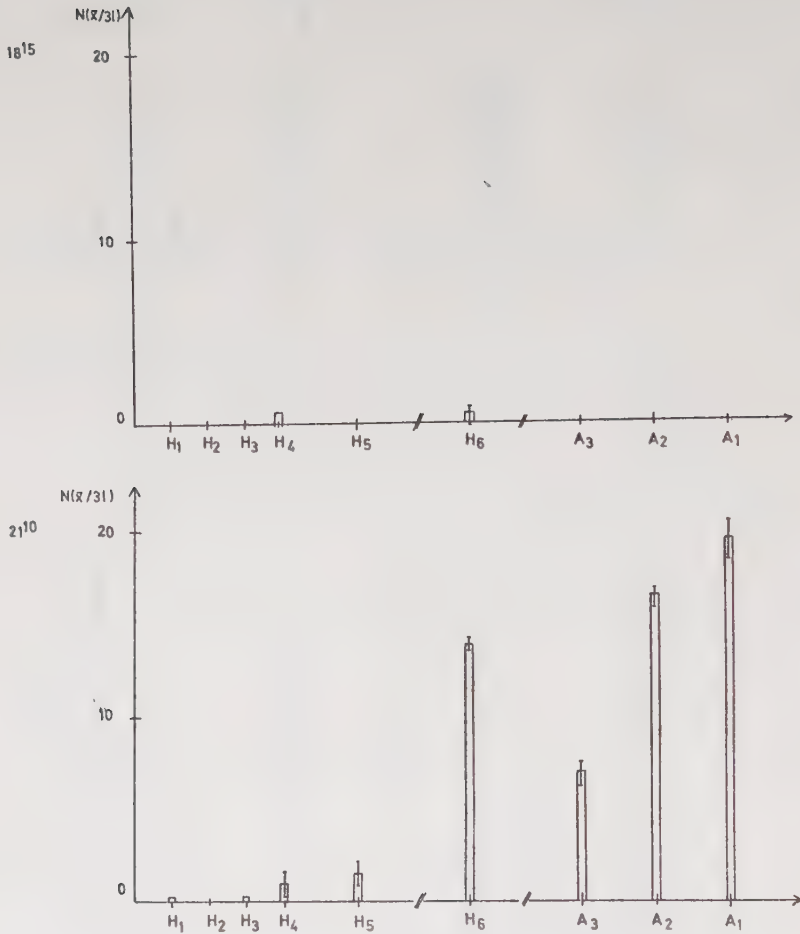


Abb.15: KROTTENSEE, 19.7.72. Horizontalverteilung von EUDIAPTOMUS GRACILIS im Ausflußbereich ($A_3 - A_1$) und am gegenüberliegenden Ufer ($H_1 - H_6$) um 18,15 und 21,10 Uhr (vgl. Abb.4).

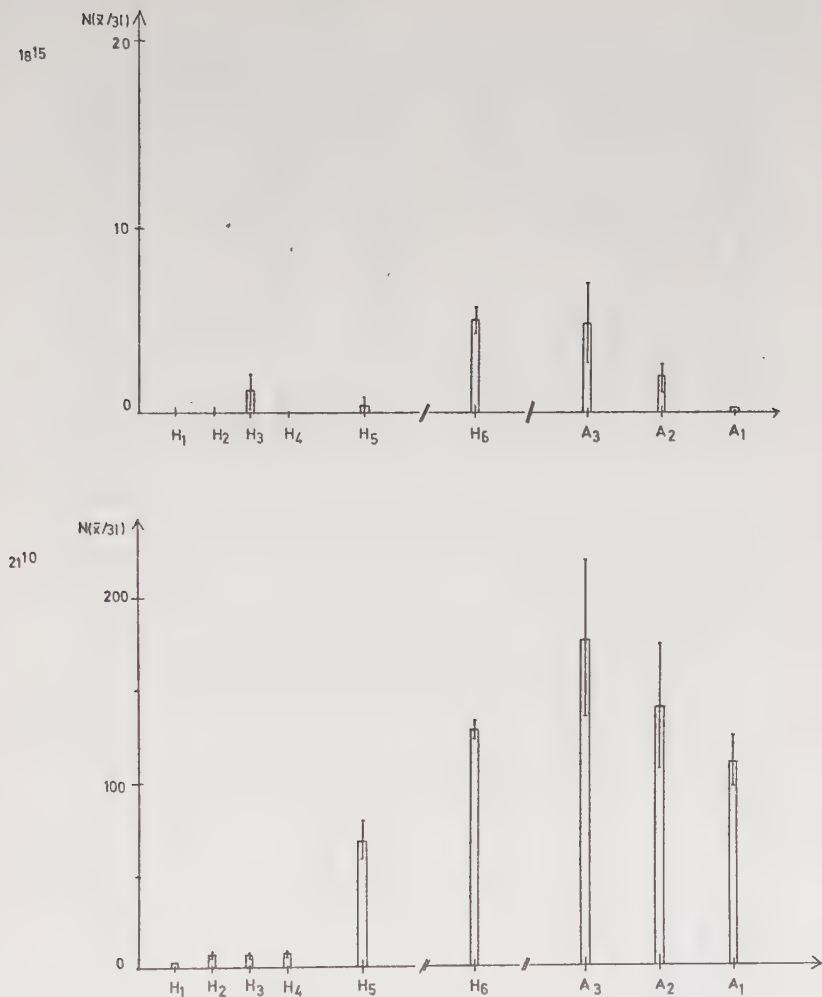


Abb.16: KROTTENSEE, 19.7.72. Horizontalverteilung von CYCLOPS PRAEALPINUS im Ausflußbereich (A3 - A1) und am gegenüberliegenden Ufer (H1 - H6) um 18,15 und 21,10 Uhr (vgl. Abb.4).

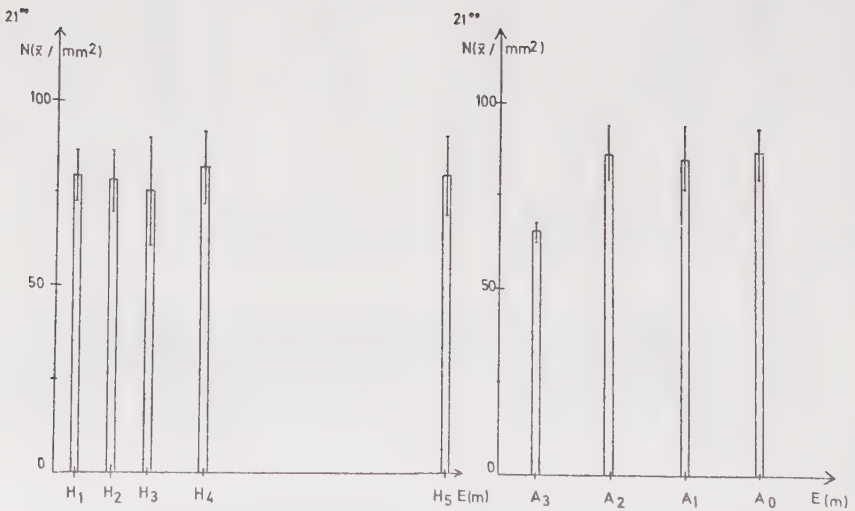
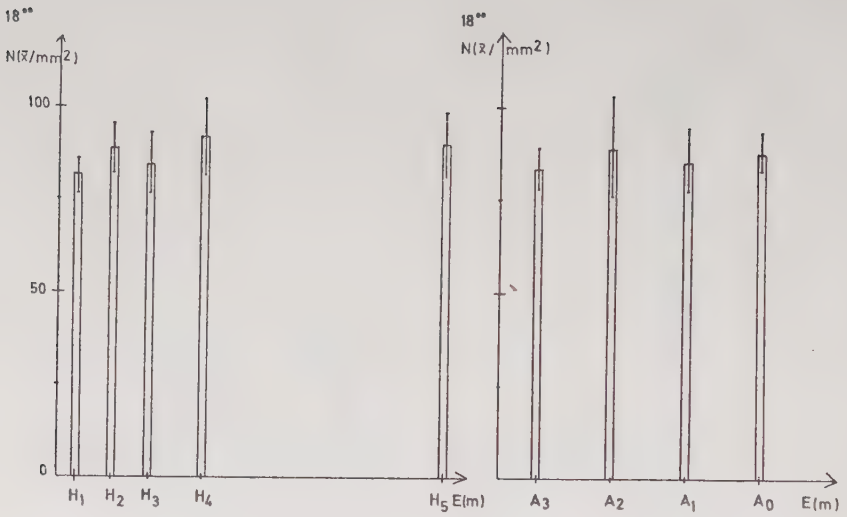


Abb.17: KROTENSEE, 20.7.72. Horizontalverteilung von CHLORELLA spec. im Ausflußbereich (A₃ - A₀) und am gegen = überliegenden Ufer (H₁ - H₆) um 18 und 21 Uhr (vgl. Abb.4).

1) Die Zooplankter des KROTTENSEES zeigen eine ausgeprägte tagesperiodische Vertikalwanderung, in deren Verlauf die oberflächlichen Wasserschichten tagsüber nahezu leer von tierischem Plankton sind. Zwischen den angesetzten Fangzeiten (18 bzw. 21 Uhr) wird die oberflächliche Wasserschicht in zunehmendem Maße von den Planktoncrustaceen besiedelt.

2) In dem Fangareal gegenüber dem Seeausfluß sind um 18 Uhr - abgesehen von EUBOSMINA - nur wenige Krebse in Oberflächennähe. Dies gilt auch für den Ausflußbereich. Nur im Fall von EUBOSMINA wird deutlich, daß sich im Bereich des Seeausflusses, in etwa gleicher Uferentfernung, erheblich weniger Tiere befinden, als im gegenüberliegenden Uferbereich.

3) Um 21 Uhr d.h. in der Dunkelheit, werden an den Stationen des Seeausflusses durchwegs mehr Tiere angetroffen, als am gegenüberliegenden Ufer. Eine Abnahme der Individuenzahlen in Richtung Seeausfluß bleibt bis auf EUDIAPTOMUS (Abb. 15) erhalten. Es entsteht der Eindruck, als sei das für die Uferregion typische Verteilungsmuster in die Höhe des Abflusses verschoben.

4) Im Fall von EUDIAPTOMUS GRACILIS und EUBOSMINA LONGISPINA wird die maximale Tierdichte nicht an der am weitesten vom Seeausfluß gelegenen Station (A_3) gefunden, sondern näher am Abfluß (A_1 bzw. A_2 ; vgl. Abb. 14 und 15). Eine Deutung dieses Sachverhalts ist nicht ohne weiteres möglich. Es ist denkbar, daß das jeweilige Tiermaximum zu jenem Strömungsbereich gehört, der zumindest kurzfristig kompensiert werden kann. Auf diese Weise jedenfalls könnte an den betreffenden Orten ein gewisser Tierstau zustande kommen. Die für die beiden Crustaceenarten unterschiedliche Lage dieses Staus könnte auf der unterschiedlichen Schwimmfähigkeit basieren.

5) Die gleichmäßige Verteilung der unbeweglichen Grünalge CHLORELLA (Abb.17) zeigt, daß die bei den schwimmfähigen Krebsen gefundenen Unterschiede in der räumlichen Verteilung im wesentlichen auf das Verhalten dieser Tiere und nicht etwa auf besondere Strömungsphänomene zurückzuführen sind.

Der Vergleich der vom BANSEE und KROTTENSEE gewonnenen Befunde ergibt - soweit eine Verallgemeinerung zulässig ist - folgendes: Nicht nur unbewegliche, sondern auch bewegliche Organismen (darunter solche Vertreter des Zooplanktons, die zu den guten Schwimmern zu rechnen sind wie EUDIAPTOMUS) geraten in nicht unerheblicher Menge in den Ausfluß und gehen der Biozoenose verloren. Da der Abfluß auf die oberflächlichen Wasserschichten beschränkt ist, die vom beweglichen Zooplankton nur zeitweise bevölkert werden, besteht die Gefahr einer Drift in den Ausfluß nicht dauernd. Durch die tagesperiodische Vertikalwanderung werden die beweglichen Zooplankter bei ausreichender Tagesbeleuchtung in größere Seetiefen geführt, aus welchen kein Wasser in den Abfluß gerät. Unter diesen Bedingungen ist die Gefahr einer Drift tagsüber reduziert oder überhaupt nicht gegeben. Wenn bei relativ geringer Tageshelligkeit die Abwärtswanderung unterbleibt oder nur vermindert eintritt und somit auch die oberflächlichen Wasserschichten mehr oder weniger stark besiedelt bleiben, besteht über die gesamte Tageszeit hinweg die Gefahr einer Drift in den Abfluß. Diese Gefahr wird jedoch erheblich reduziert durch die "Uferflucht" dieser Tiere, die durch dieses Verhalten in größerer Entfernung vom Ufer und damit vom Seeausfluß bleiben.

Wie die gewonnenen Ergebnisse zeigen, befinden sich die Krebse in beiden Seen am Ende der Aufwärtswanderung (bei Dunkelheit) in Oberflächenbereichen, die z.T. in Richtung Ausfluß strömen. Tiere aus solchen Bereichen sind in der Dunkelheit nicht in der Lage, die für sie

mit tödlichen Folgen verbundene Drift (RUTTNER, 1956; FRAENKEL & GUNN, 1961) zu verhindern. Es fragt sich, ob sie bei ausreichender Helligkeit dazu imstande sind. Dies läßt sich prüfen, wenn die geschilderten Untersuchungen unter Witterungsbedingungen durchgeführt werden, die eine starke Tagesbeleuchtung verhindern wie z.B. bei dichter Wolkendecke.

Um die bisher nur angedeuteten Unterschiede in der Drift klar herauszustellen, habe ich die folgenden Untersuchungen bei verschiedenen Witterungsbedingungen, darunter jedoch bevorzugt solchen mit 10/10-Be-
wölkung durchgeführt. Darüber wird im folgenden Kapitel berichtet.

II.3. Die horizontale Planktonverteilung innerhalb des zum Seeausfluß strömenden Wasserkörpers unter dem Einfluß von tageszeitlich- und witterungsbedingten Helligkeitsunterschieden.

Diese Untersuchungen wurden mit der im Kapitel II.2. geschilderten Methode der Planktonentnahme, vor allem im BANSEE durchgeführt. Sie blieben hierbei auf die Fangstationen A_0 , A_1 , A_2 , A_3 innerhalb des zum Abfluß strömenden Wasserkörpers beschränkt. Die Entnahmezeiten wurden stets so gewählt, daß die Oberflächenschichten mit Sicherheit dicht mit Plankton bevölkert waren.

Die Fangzeiten und die Angaben über Witterungs- und Beleuchtungsverhältnisse sind in Tabelle 1 zusammenge stellt.

Die Ergebnisse der über einen Zeitraum von fast drei Jahren verteilten Freilanduntersuchungen lassen sich wie folgt zusammenfassen (Abb. 18 - 37 und Anhang Abb. 12 - 20):

1) Die H o r i z o n t a l v e r t e i l u n g von DAPHNIA CUCULLATA (Abb.18 - 20 und Anhang Abb.12 -13). Die Abbildung 18 (vgl.auch Anhang Abb.12-13) zeigt,daß die Fangzahlen an den einzelnen Stationen tagsüber d.h.

Tabelle 1 : Zusammenstellung der meteorologischen Daten zu den im BANSEE durchgeführten Untersuchungen innerhalb des zum Seeausfluß strömenden Wasserkörpers. Bew. = Bewölkung; Ws = Windstärke; Lx = Beleuchtungs = stärke in Lux-Einheiten.Angaben über die Beleuchtungs = stärken des mondlosen und monderhellten Nachthimmels nach DIRMHIRN (1964).

- | |
|---|
| 1.Versuch (7.5.71) a) 17,30-18,35 b)19,30 - 20,45 Uhr |
| a)Bew.2/10,Ws = 0 ;Sonne ;Lx = 3500 -1500(an Wasseroberfläche) |
| b)Bew.0/10,Ws = 0, Mond ; Lx = ca.0,7 |
| 2.Versuch (8.5.71) a) 17,30-18,45 b)19,45-21,00 Uhr |
| a)Bew.0/10,Ws = 0, Sonne ;Lx = 5000 - 1500 |
| b)Bew.0/10,Ws = 0, Vollmond ; Lx = ca. 0,7 |
| 3.Versuch (21.5.71) a) 17,35-18,40 b) 19,50-20,55 Uhr |
| a)Bew. 10/10; Ws = 0 ; Lx = 2500 - 1800 |
| b)Bew. 10/10; Ws = 0 ; Lx = ca. 0,0007 |
| 4.Versuch (17.6.71) a) 18,10-19,20 Uhr b)20,30-21,45 Uhr |
| a)Bew.10/10; Ws = 0;starker Regen;Lx = 2000 - 100 |
| b)Bew.10/10; Ws = 0;starker Regen;Lx = ca.0,007 |
| 5.Versuch (18.6.71) a) 18,10-19,20 b) 20,30-21,45 Uhr |
| a)Bew. 10/10; Ws = 0 ,Regen ;Lx = 1600 - 600 |
| b)Bew. 5/10; Ws = 2 aus SW; Lx = ca. 0,001 |
| 6.Versuch (19.6.71) a) 18,15-19,30 b) 20,20-21,35 Uhr |
| a)Bew. 10/10; Ws = 0 ; Regen; Lx = 2100 - 1000 |
| b)Bew. 10/10; Ws = 0 ; Regen; Lx = ca. 0,0007 |
| 7.Versuch (2.9.71) a)17,30-18,30 b) 20,00-21,05 Uhr |
| a)Bew. 9/10; Ws = 0 ; Lx = 3200 - 1800 |
| b)Bew. 2/10; Ws 1 aus SW;Mond; Lx = ca. 0,7 |
| 8.Versuch (13.9.71) a) 17,00-18,10 b) 19,30-20,45 Uhr |
| a)Bew. 10/10; Nebel ; Ws = 0 ; Lx = 1800 - 700 |
| b)Bew. 10/10; Nebel ; Ws = 0 ; Lx = ca. 0,0007 |
| 9.Versuch (20.9.71) a) 17,00-18,05 b) 19,30-20,50 Uhr |
| a)Bew. 0/10 ; Ws = 0 ; Lx = 4200 - 3600 |
| b)Bew. 0/10 ; Ws = 0 ; Nebel ; Lx = ca. 0,001 |
| 10.Versuch (21.9.71) a) 17,00-18,15 b) 19,00-20,15 Uhr |
| a)Bew.0/10;Ws = 0 ;Nebel ; Lx = 1900 - 1000 |
| b)Bew.0/10;Ws = 0 ;Nebel ; Lx = 0,001 |
| 11.Versuch (16.11.71) a)16,30-17,45 b) 20,00-21,30 Uhr |
| a)Bew. 9/10; Ws = 1 aus SW; Lx = 1000 - 400 |
| b)Bew. 0/10; Ws = 0;Nebel Lx = ca. 0,001 |
| 12.Versuch (2.1.74)a)12,00-13,10;b)16,30 -17,45;c)20,00-21,20 Uhr |
| a + b + c)Versuche unter geschlossener Eisdecke mit Schnee= auflage |
| 13. Versuch (26.4.74) a) 16,50 -18,10 b) 19,30-20,45 Uhr |
| a) Bew. 10/10 ; Ws = 0;Lx = 1900 - 1200 |
| b) Bew. 10/10 ;Ws = 0;Lx = ca. 0,0007 |

bei ausreichender Helligkeit z.T. sehr unterschiedlich sind, und zwar ergibt sich immer eine erhebliche Abnahme in Richtung Ausfluß. Bei sehr niedriger Beleuchtung (Untersuchungen unter schneebedecktem Eis und während der Nacht) sind keine wesentlichen Unterschiede nachweisbar. Die in der Abbildung 19 dargestellten Ergebnisse unterscheiden sich von den übrigen insofern grundsätzlich, als signifikante Abnahmen der Fangzahlen in Richtung Ausfluß nicht nur tagsüber, sondern auch in der Nacht gegeben sind. Was die Nacht fänge betrifft, so sei darauf hingewiesen, daß sie in beiden Fällen bei Mondbeleuchtung stattgefunden haben.

2) Die H o r i z o n t a l v e r t e i l u n g von CERIODAPHNIA QUADRANGULA (Abb. 21 - 23 und Anhang Abb. 14). Die Ergebnisse sind im Prinzip wie bei DAPHNIA CUCULATA ausgefallen: Am Tag beobachtet man eine starke Verminderung der Individuendichten in Richtung Ausfluß; während der Nacht fehlt ein entsprechendes Verteilungsmuster. Dies gilt für die Untersuchungen unter der Eisdecke ebenso. Bei Mondbeleuchtung ist in einem Fall eine deutliche Abnahme der Individuenzahlen von A_3 nach A_0 nachweisbar (Abb. 22).

3) Die H o r i z o n t a l v e r t e i l u n g von BOSMINA LONGIROSTRIS (Abb. 24 - 26 und Anhang Abb. 15 - 17). Diese Ergebnisse entsprechen im wesentlichen jenen der bei den übrigen Cladoceren gefundenen. In einem einzigen Fall (Abb. 25) nehmen die Fangzahlen auch in der Nacht in Richtung Seeausfluß ab; dies steht im Gegensatz zu den am Vortag unter praktisch denselben Bedingungen ermittelten Ergebnissen (Abb. 25, oben). Wie die Verteilungsbilder zeigen, liegt das Maximum der Tierzahlen tagsüber nicht immer an der vom Ausfluß am weitesten entfernten Fangstation A_3 .

4) Die H o r i z o n t a l v e r t e i l u n g von EUDIAPTOMUS GRACILIS (Abb. 27 - 30 und Anhang Abb. 18 - 19). Auch diese Befunde zeigen keine wesentlichen Unterschiede

gegenüber den bisher besprochenen. Bei Tag nehmen die Tierdichten zum Abfluß hin ab, jedoch nicht unter schneebedecktem Eis. In mondhellen Nächten vermag EUDIAPTOMUS mehr oder weniger erfolgreich einer Verdriftung zu entgehen: Die Fangzahlen nehmen längs der Strecke $A_3 - A_0$ fortwährend ab. In den bewölkten, mondlosen Nächten bleiben die Tierdichten in Richtung Ausfluß hin gleich; sie sind statistisch jedenfalls nicht unterscheidbar. In Abbildung 28 ist eine Ausnahme hiervon dargestellt. Bei einem Großteil der Verteilungen liegt die maximale Individuenzahl nicht am Ende, sondern innerhalb der Entnahmestrecke.

5) Die H o r i z o n t a l v e r t e i l u n g von MESOCYCLOPS LEUCKARTI (Abb. 31 - 34 und Anhang Abb. 20). Bei Mondbeleuchtung nehmen die Tierzahlen in Richtung Seeausfluß in ähnlicher Weise ab wie es die Untersuchungen bei Tageslicht für EUDIAPTOMUS ergeben. Auch MESOCYCLOPS erreicht in fünf Fällen die höchste Tierzahl bei Tag nicht an der am weitesten seawärts gelegenen Station (A_3), sondern innerhalb der Fangstrecke.

6) Die H o r i z o n t a l v e r t e i l u n g der Naupliusstadien von EUDIAPTOMUS und MESOCYCLOPS (Abb. 35 - 37). Der Unterschied zu den adulten Copepoden bzw. zu allen bisher besprochenen Crustaceen ist auffallend. Nur in zwei Fällen (Abb. 37, Tagversuche!) wurde eine Abnahme der Tierzahlen zum Abfluß hin beobachtet. In den übrigen - sowohl tagsüber wie nachts - sind keine wesentlichen Unterschiede festzustellen.

Faßt man die bei den genannten Krebsen im Einzelnen gefundenen Verteilungen zusammen, so kann folgendes gesagt werden: Nicht nur in der Nacht, sondern auch bei Tag, wenn die Zooplankter die oberflächlichen Wasserschichten bevölkern (am frühen Morgen vor der Abwärtswanderung und am Abend im Verlauf der Aufwärtswanderung) besteht grundsätzlich die Möglichkeit einer Drift in den Seeausfluß. Während diese in der Dunkelheit

praktisch ungehindert erfolgt, zeigen die bei ausreichenden Helligkeiten in Richtung Seeausfluß abnehmenden Individuenzahlen jedoch mehr oder weniger deutlich, daß die Tiere einer Verdriftung nicht uneingeschränkt ausgesetzt sind. Diese Schlußfolgerungen ergeben sich aus den in Richtung Abfluß abnehmenden Tierdichten. Zwar nehmen die Fangzahlen auf beliebigen anderen Strecken in Richtung Ufer in ähnlicher Weise ab (vgl. Abb. 7-17 und auch Anhang Abb. 1-11), auch wenn keine zum Ufer gerichteten Strömungen existieren; doch ist es unvorstellbar, daß sich ein derartiges Verteilungsmuster auf die Dauer im Bereich einer zum Ausfluß gerichteten Strömung halten kann; es sei denn, die Tiere kompensieren die Drift an allen Fangstationen der gewählten Strecke. Das ist zumindest an den Stationen relativ hoher Strömungsgeschwindigkeit (Pkt. A_1 und A_0 ; vgl. Abb. 6) nicht möglich.

Die Tatsache, daß tagsüber bei einem großen Teil der Horizontalverteilungen nicht an dem vom Ausfluß am weitesten entfernten Entnahmeort (A_3) der Fangstrecke die größte Tierzahl auftritt, sondern innerhalb dieser Strecke, läßt sich nur durch die Annahme einer "Kompensationszone" zwischen den Fangorten A_3 - A_0 verstehen. Die Kompensation der Strömung führt dort zu einem Tierstau. Diese Annahme enthält die Forderung, daß die Krebsplankter in weiter seewärts gelegenen Bereichen auf eine Verdriftung noch nicht reagieren. In der Tat sprechen mehrere Ergebnisse für die Verhinderung der Drift durch optische Kontrolle, die erst in Ufernähe möglich ist. Diese Interpretation wird gestützt durch die innerhalb der Abflußstrecke gefundene Horizontalverteilung unter schneebedecktem Eis (Dicke der Schneeeauflage etwa 5 cm). In diesem Fall empfangen die oberflächlichen Schichten genügend Licht, aber: Die Helligkeitsverteilung einerseits innerhalb und andererseits außerhalb des doppelten Grenzwinkels ist jeweils homogen d.h. es gibt kein optisches Muster.

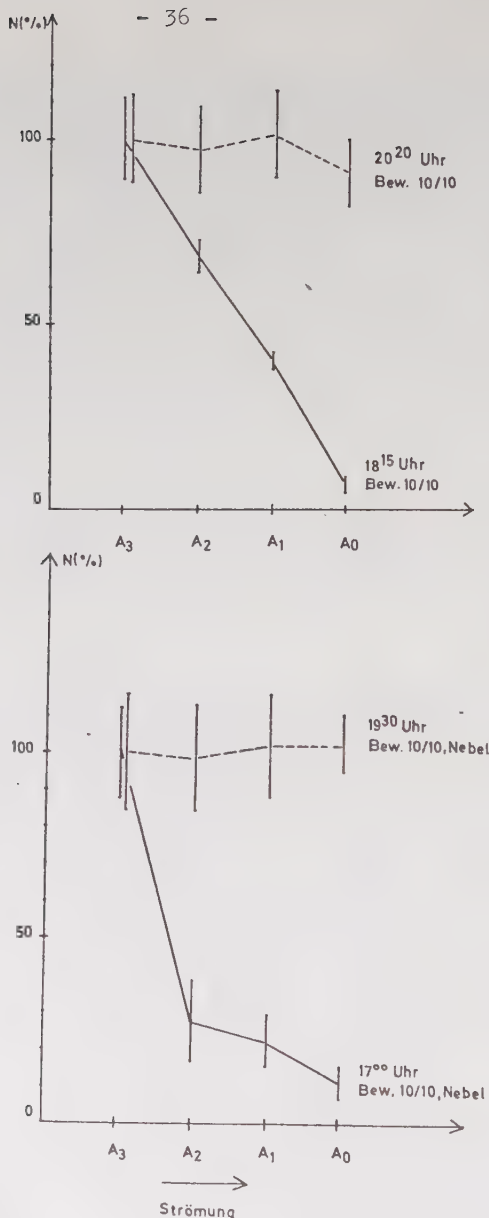


Abb.18: Horizontalverteilung von *DAPHNIA CUCULLATA* im BANSEE, am 19.6.71 (oben) und am 13.9.71 (unten) inner = halb des Ausflusßbereichs. Abszisse: Entnahmestationen (A₃-A₀); Ordinate: Tierzahl/3 l Wasser (in Prozent, der bei A₃ (= 100%) gefundenen Individuen) (vgl. Abb. 6.).

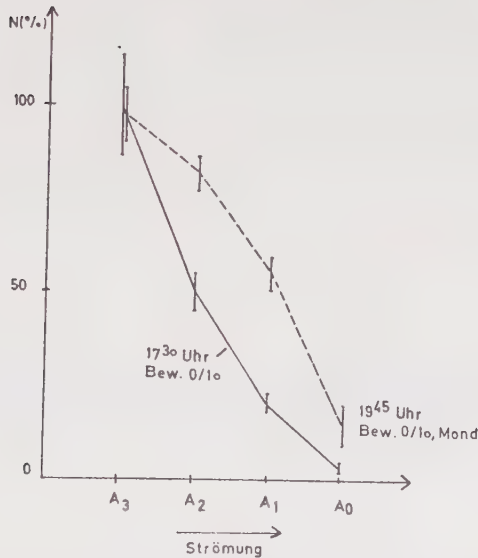
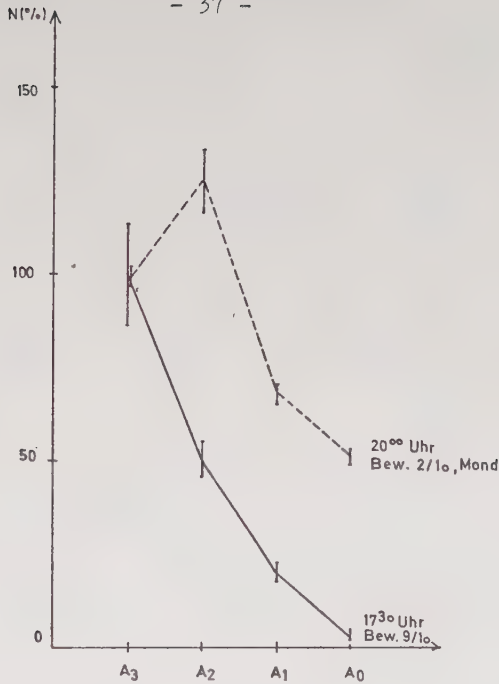


Abb.19: Horizontalverteilung von DAPHNIA CUCULLATA im BANSEE am 2.9.71 (oben) und am 8.5.71 (unten) inner = halb des Ausflußbereichs. Abszisse: Entnahmestationen (A3-A0); Ordinate: Tierzahl/3 l Wasser (in Prozent, der bei A3 (= 100%) gefundenen Individuen).

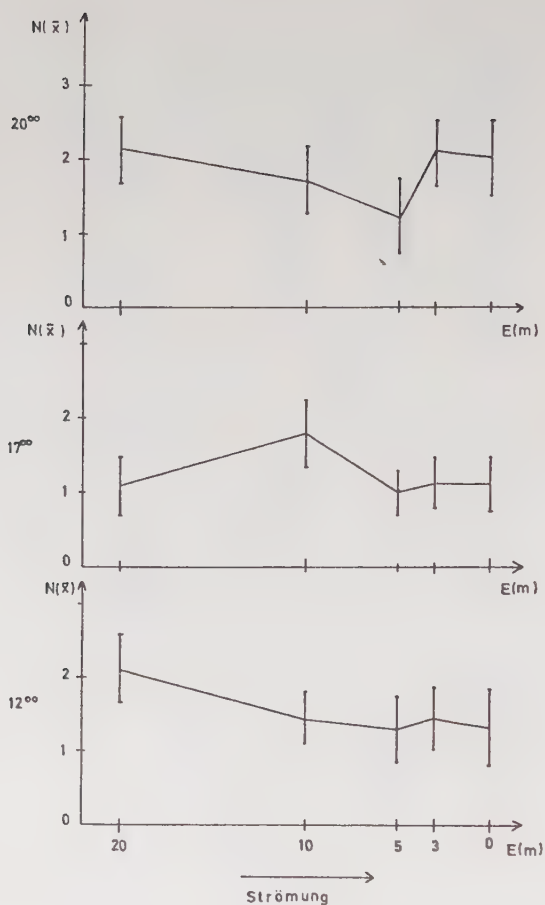


Abb.20: Horizontalverteilung von DAPHNIA CUCULLATA im BANSEE, am 2.1.74 innerhalb des Ausflußbereichs, unter schneebedeckter Eisschicht. Abszisse: Entfernung zum Ausfluß (m); Ordinate: Tierzahl/ 2 l Wasser.

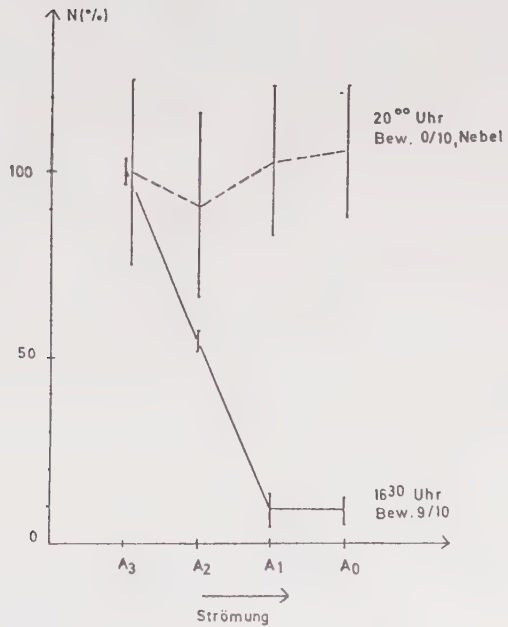
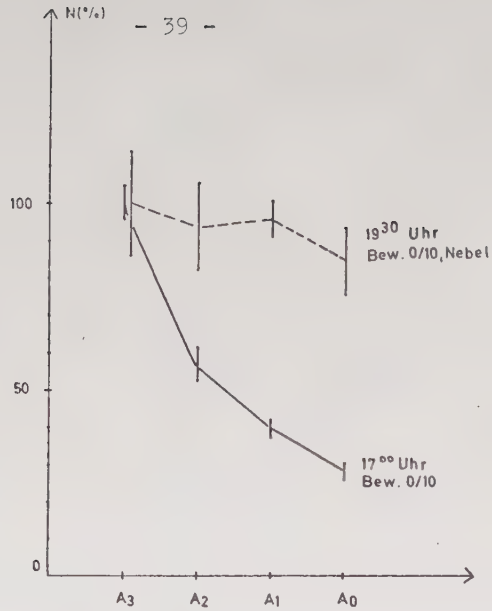


Abb. 21: Horizontalverteilung von *CERIODAPHNIA QUADRANGULA* im BANSEE, am 20.9.71 (oben) und am 16.11.71 (unten) innerhalb des Abflußbereichs. Abszisse: Entnahmestationen (A3 - A0); Ordinate: Tierzahl/3 l Wasser (in Prozent, der bei A3 (= 100 %) gefundenen Individuen) (vgl. Abb. 6).

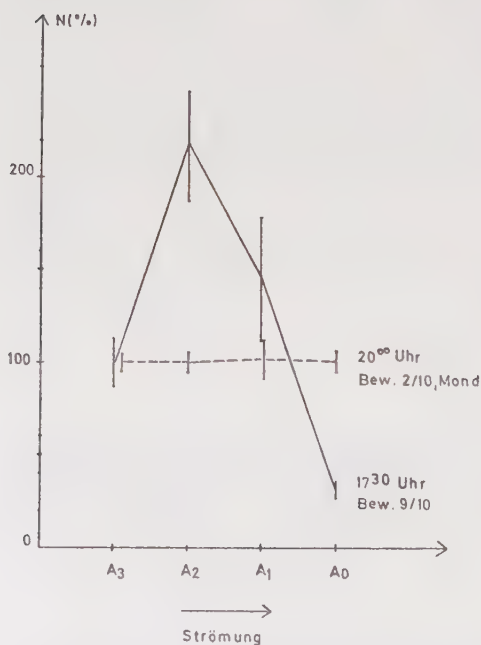
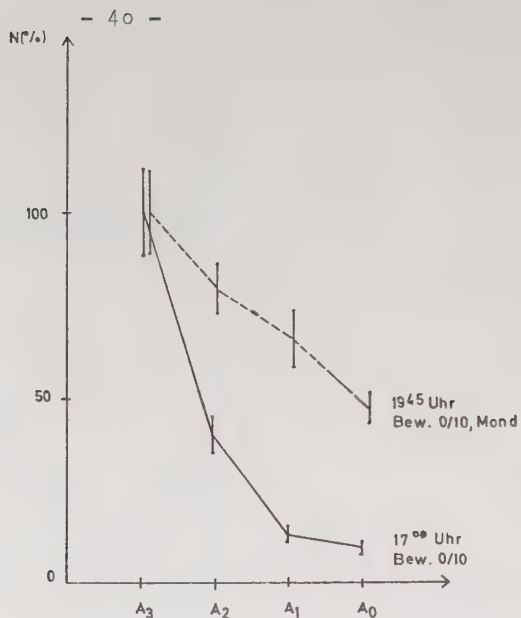


Abb. 22: Horizontalverteilung von *CERIODAPHNIA QUADRANGULA* im BANSEE, am 8.5.71 (oben) und am 2.9.71 (unten) inner = halb des Abflußbereichs. Abszisse: Entnahmestationen (A3 - A0); Ordinate: Tierzahl/3 l Wasser (in Prozent, der bei A3 (= 100 %) gefundenen Individuen).

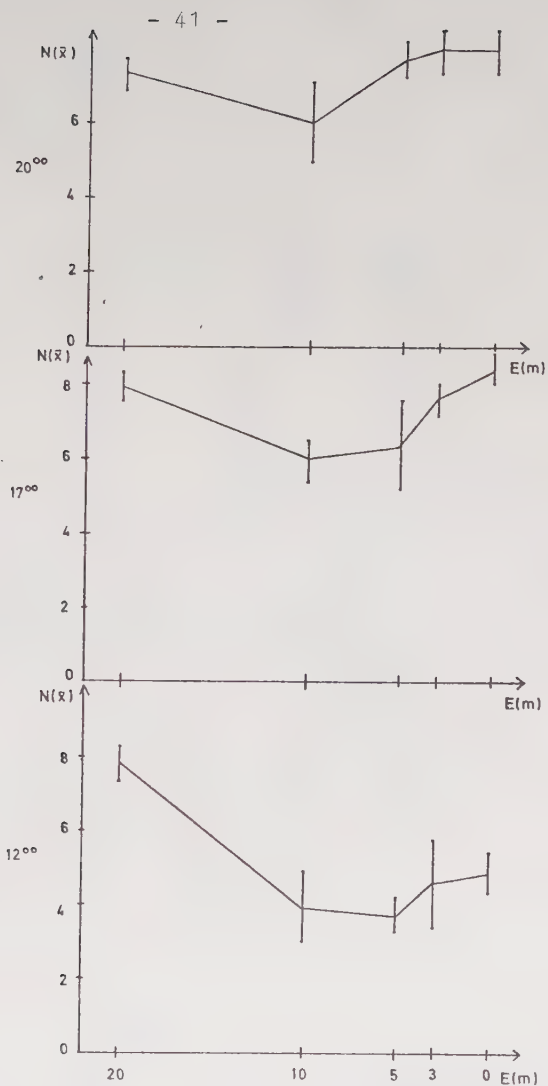
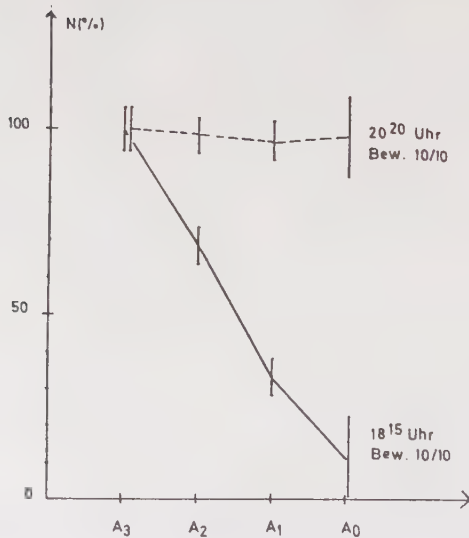
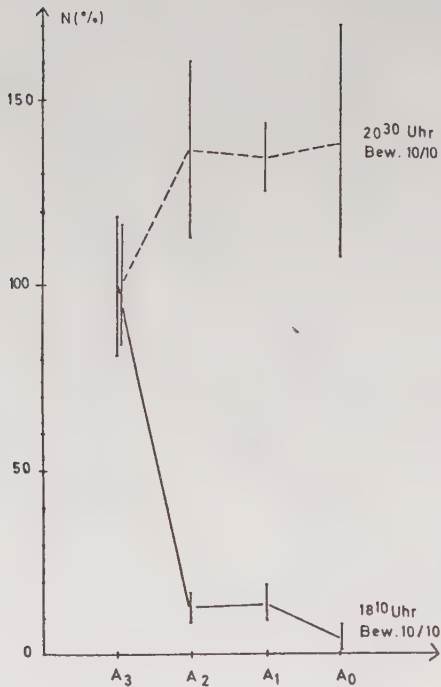


Abb.23: Horizontalverteilung von *CERIODAPHNIA QUADRANGULA* im BANSEE, am 2.1.74 innerhalb des Ausflußbereichs, unter schneebedeckter Eisschicht. Abszisse: Entfernung zum Ausfluß (m); Ordinate: Tierzahl/2 l Wasser.



→
Strömung

Abb.24: Horizontalverteilung von BOSMINA LONGIROSTRIS im BANSEE, am 17.6.71 (oben) und am 19.6.71 (unten) inner = halb des Ausflußbereichs. Abszisse: Entnahmestationen (A3-A0); Ordinate: Tierzahl/3 l Wasser (in Prozent, der bei A3 (= 100 %) gefundenen Individuen).

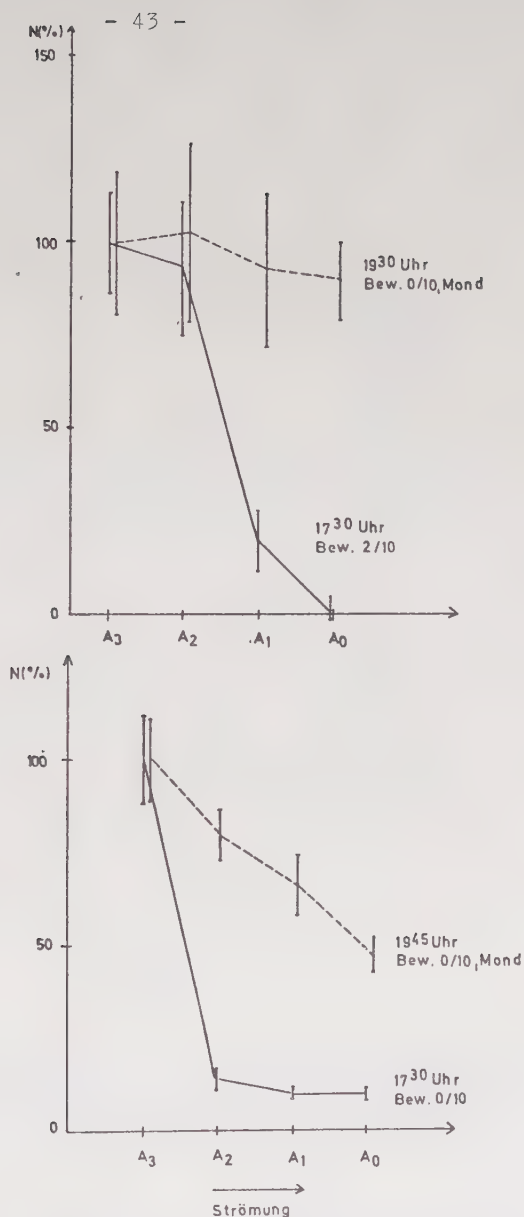


Abb.25: Horizontalverteilung von *BOSMINA LONGIROSTRIS* im BANSEE, am 7.5.71 (oben) und am 8.5.71 (unten), inner = halb des Abflußbereichs. Abszisse: Entnahmestationen (A₃-A₀); Ordinate: Tierzahl/3 l Wasser (in Prozent, der bei A₃ (= 100%) gefundenen Individuen).

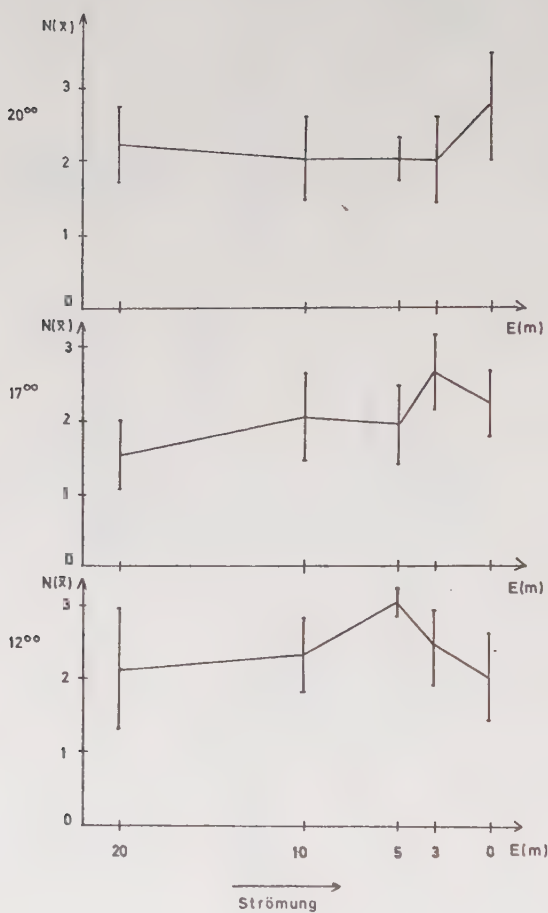


Abb.26: Horizontalverteilung von *BOSMINA LONGIROSTRIS* im BANSEE, am 2.1.74, innerhalb des Ausflußbereichs, unter schneebedeckter Eisschicht. Abszisse: Entfernung (m) zum Ausfluß; Ordinate: Tierzahl/2 l Wasser.

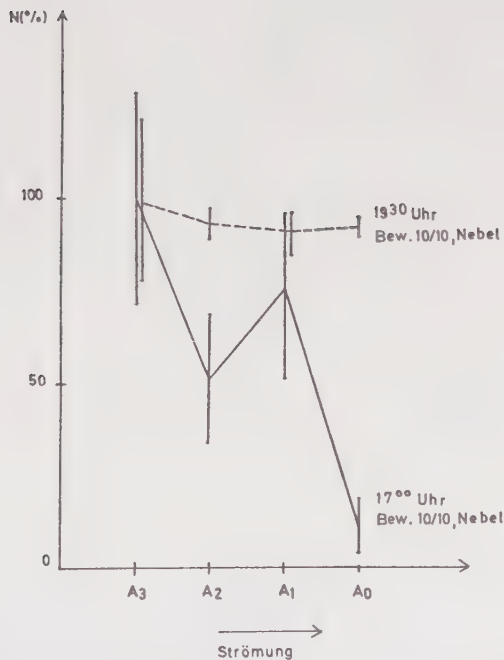
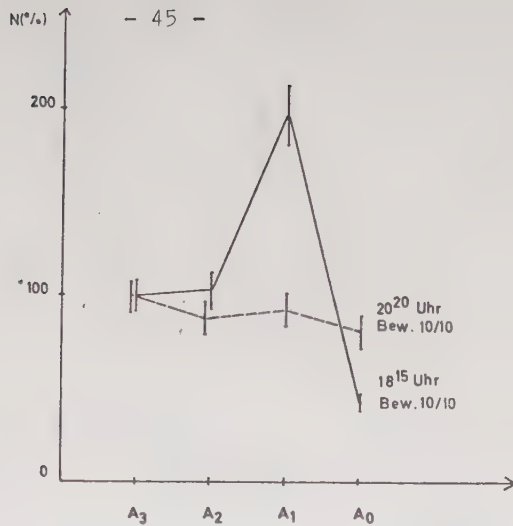


Abb.27: Horizontalverteilung von EUDIAPTOMUS GRACILIS im BANSEE, am 19.6.71 (oben) und am 13.9.71 (unten), innerhalb des Ausflußbereichs. Abszisse: Entnahmeorte (A₃-A₀); Ordinate: Tierzahl/3 l Wasser (in Prozent, der bei A₃ (= 100 %) gefundenen Individuen) (vgl. Abb.6).

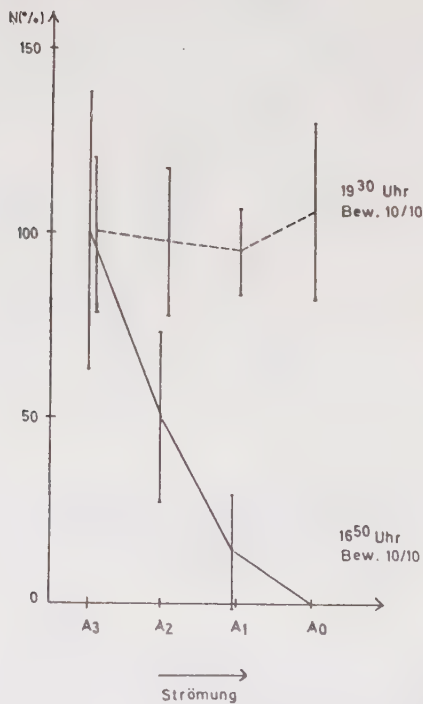
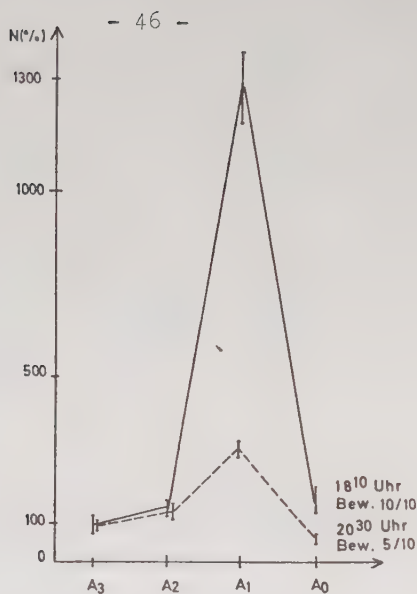


Abb. 28: Horizontalverteilung von EUDIAPTOMUS GRACILIS im BANSEE, am 18.6.71 (oben) und am 26.4.71 (unten), inner = halb des Ausflußbereichs. Abszisse: Entnahmeorte (A3-A0); Ordinate: Tierzahl/3 l Wasser (in Prozent, der bei A3 (= 100 %) gefundenen Individuen).

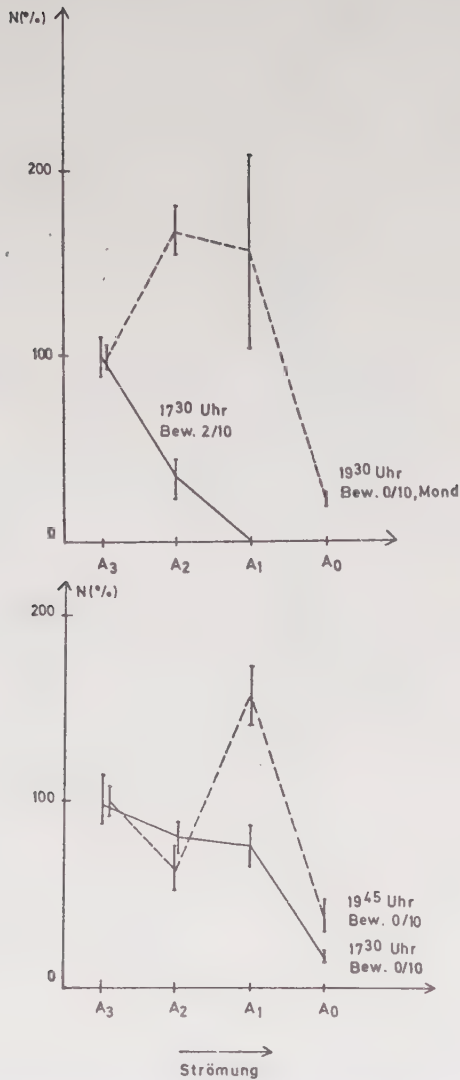


Abb.29: Horizontalverteilung von EUDIAPTOMUS GRACILIS im BANSEE, am 7.5.71 (oben) und am 8.5.71 (unten), inner = halb des Ausflußbereichs. Abszisse: Entnahmeorte (A₃-A₀); Ordinate: Tierzahl/3 l Wasser (in Prozent, der bei A₃ (= 100 %) gefundenen Individuen).

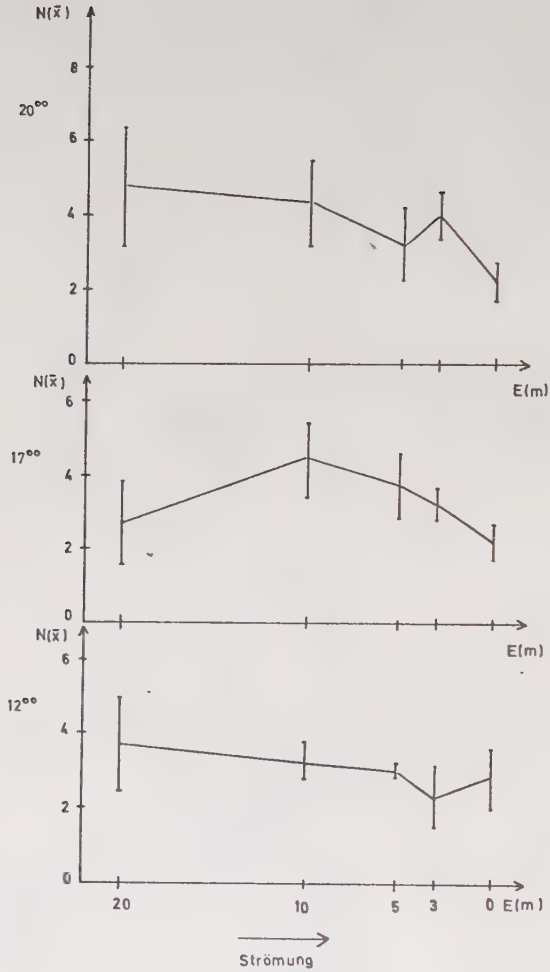


Abb.30: Horizontalverteilung von EUDIAPTOMUS GRACILIS im BANSEE, am 2.1.74, innerhalb des Ausflußbereichs, unter schneebedeckter Eisschicht. Abszisse: Entfernung zum Ausfluß (m); Ordinate: Tierzahl/2 l Wasser.

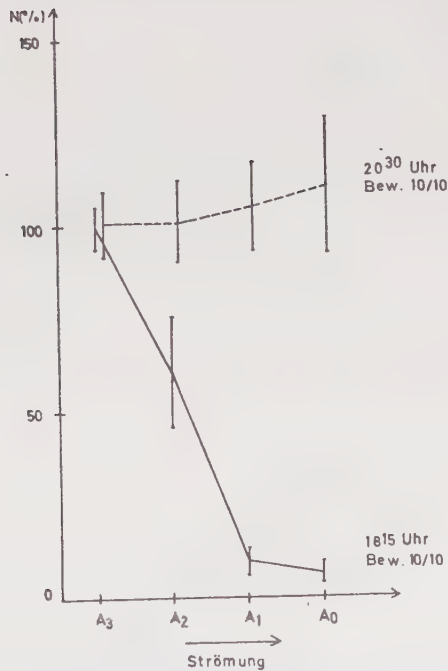
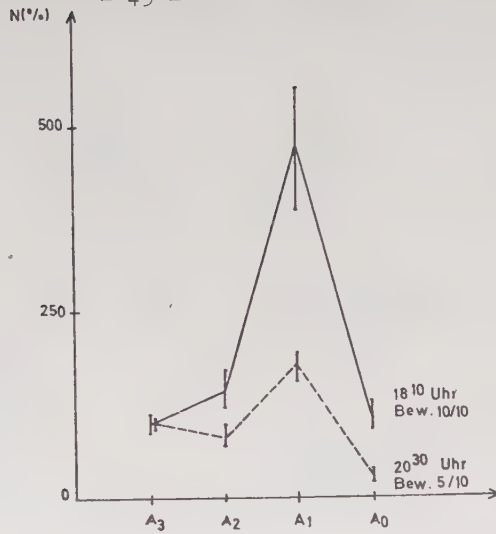


Abb.31: Horizontalverteilung von MESOCYCLOPS LEUCKARTI im BANSEE, am 16.11.71 (oben) und am 26.4.71 (unten), innerhalb des Ausflußbereichs. Abszisse: Entnahmeorte (A3-A0); Ordinate: Tierzahl/3 l Wasser (in Prozent, der bei A3 (= 100 %) gefundenen Individuen) (vgl. Abb.6).

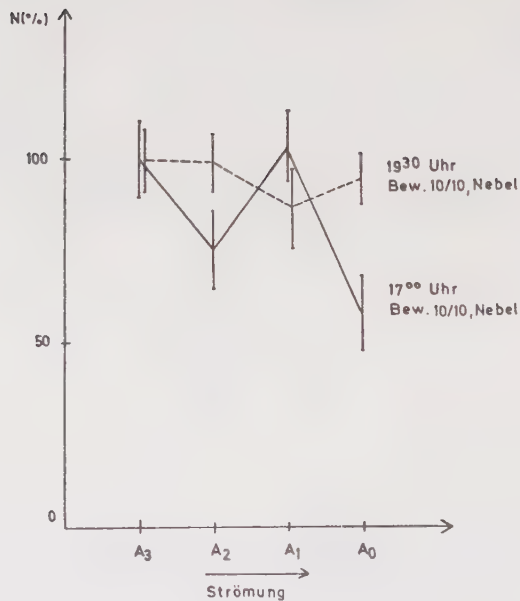
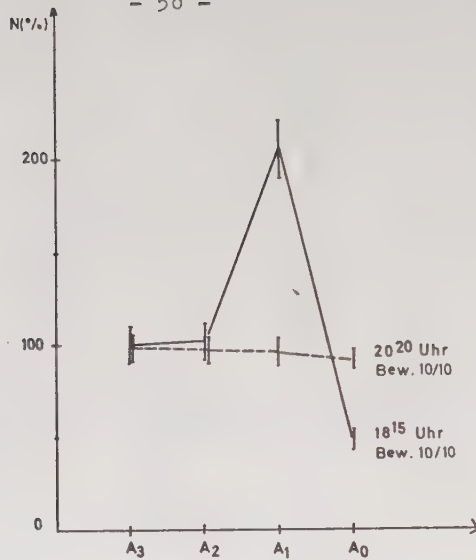


Abb. 32: Horizontalverteilung von MESOCYCLOPS LEUCKARTI im BANSEE, am 18.6.71 (oben) und am 19.6.71 (unten), innerhalb des Ausflußbereichs. Abszisse: Entnahmeorte (A3-A0); Ordinate: Tierzahl/3 l Wasser (in Prozent, der bei A3 (= 100 %) gefundenen Individuen).

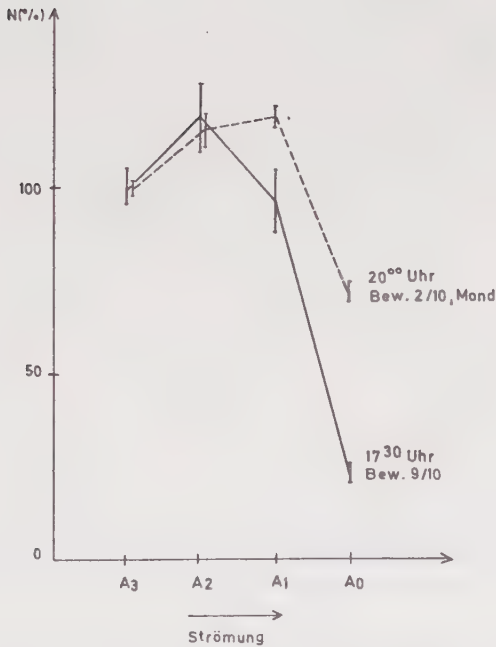
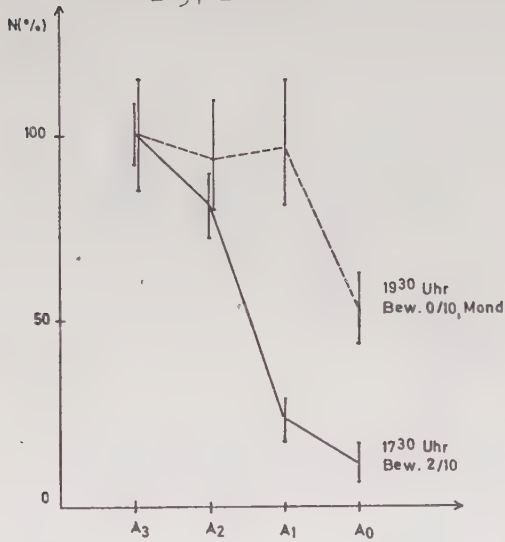


Abb.33: Horizontalverteilung von MESOCYCLOPS LEUCKARTI im BANSEE, am 2.9.71 (unten) und am 7.5.71 (oben), inner = halb des Ausflußbereichs. Abszisse: Entnahmeorte (A3-A0); Ordinate: Tierzahl/3 l Wasser (in Prozent, der bei A3 (= 100 %) gefundenen Individuen).

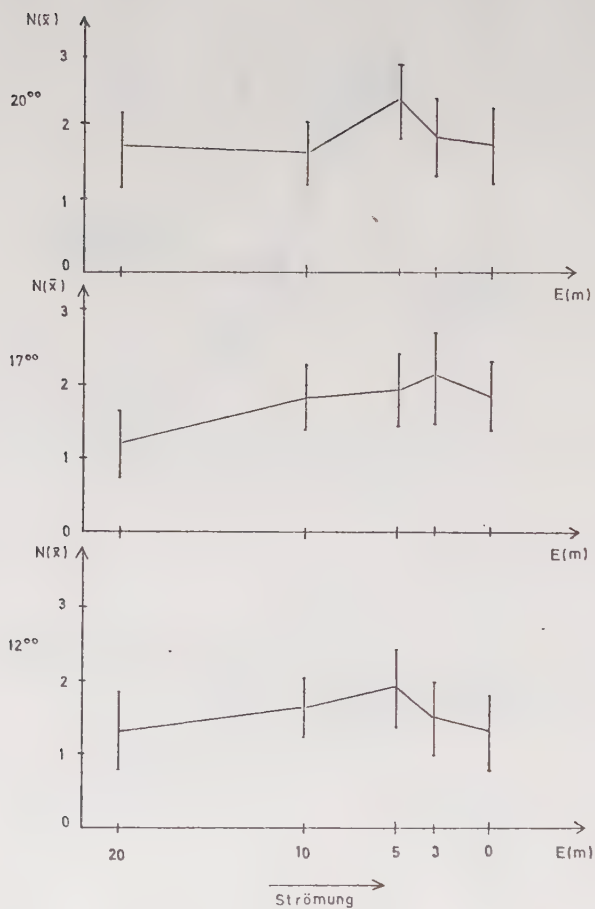


Abb.34: Horizontalverteilung von *MESOCYCLOPS LEUCKARTI* im BANSEE, am 2.1.74, innerhalb des Ausflußbereichs, unter einer schneebedeckten Eisschicht. Abszisse: Entfernung vom Ausfluß (m); Ordinate: Tierzahl/2 l Wasser.

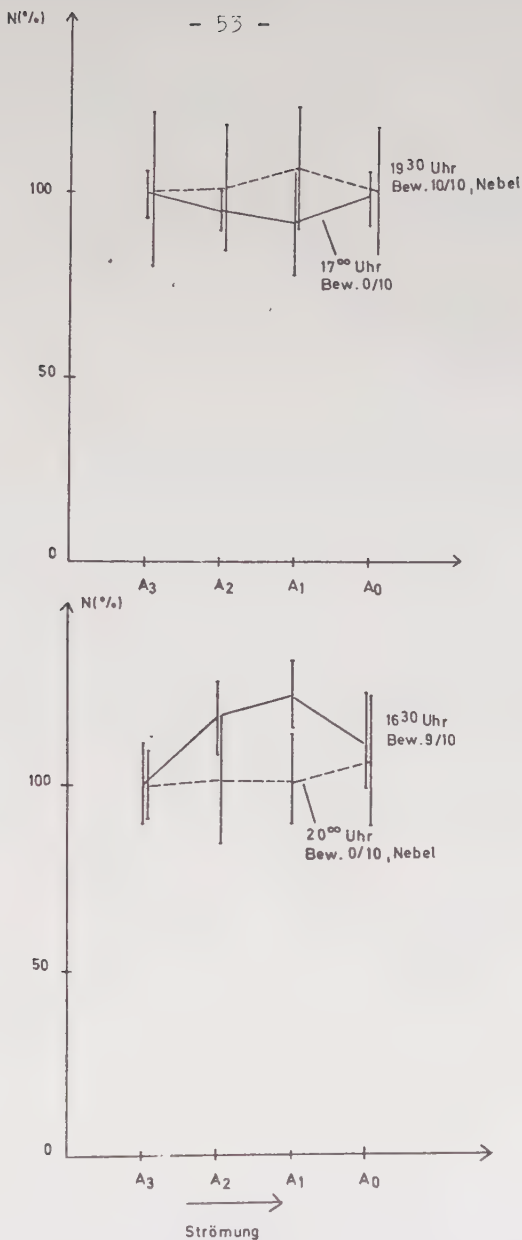


Abb.35: Horizontalverteilung von Naupliusstadien von EUDIPTOMUS und MESOCYCLOPS im BANSEE, am 20.9.71 (oben) und am 16.11.71 (unten). Abszisse: Entnahmeorte (A3-A0); Ordinate: Tierzahl/3 l Wasser (in Prozent, der bei A3 (= 100 %) gefundenen Individuen) (vgl. Abb. 6).

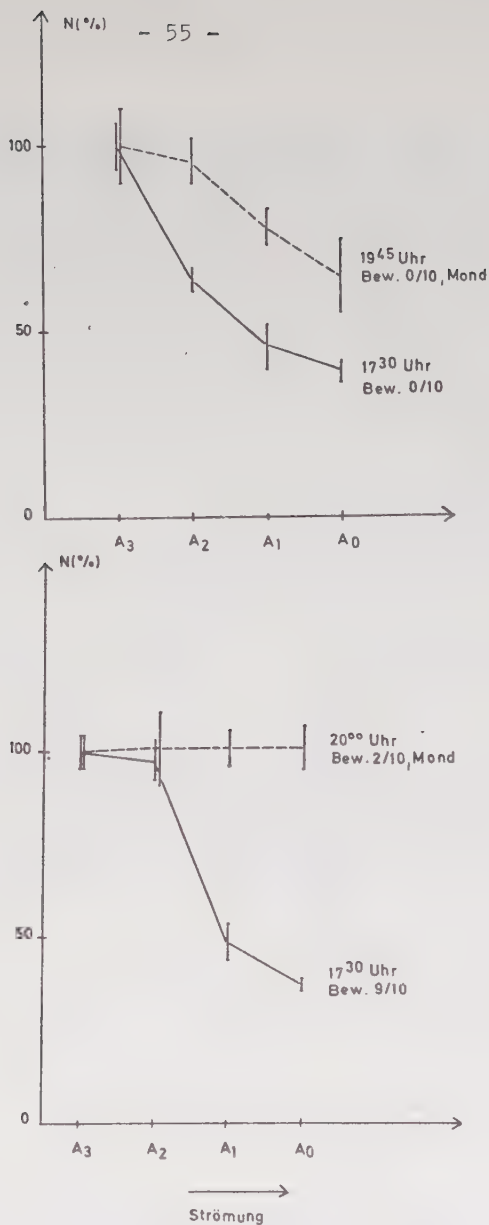


Abb.37: Horizontalverteilung von Naupliusstadien von EUDIAPTOMUS und MESOCYCLOPS im BANSEE, am 8.5.71 (oben) und am 2.9.71 (unten), innerhalb des Ausflußbereichs. Abszisse: Entnahmestationen (A₃-A₀); Ordinate: Tier = zahl/3 l Wasser (in Prozent, der bei A₃ (= 100 %) ge = fundenen Individuen).

Eine völlige Strömungskompensation ist unter den an =
getroffenen Verhältnissen anscheinend nicht mög =
lich: Diesseits des Staus d.h. in Richtung Seeaus =
fluß nehmen die Tiere an Zahl zwar ab, aber sie feh =
len nie ganz. Es muß offen bleiben, ob es sich hierbei
um Tiere handelt, die sich eine Weile in der Kompen =
sationszone hielten, dann aber ermüdet abgetrieben
wurden, oder ob es sich um Tiere handelt, die die Kom =
pensionszone aus irgendeinem Grund "verpaßt" haben,
nun aber in der Lage sind, sich auch in Gebieten
stärkerer Strömung dauernd oder zeitweise zu halten.
Streng genommen läßt sich aus den mit Hilfe der ge =
schilderten Methoden gewonnenen Daten keine Aussage
über das Verhalten der Individuen der berücksich =
tigten Arten machen, vor allem weil das gewonnene Ver =
teilungsbild eine s t a t i s c h e Verteilung vor =
täuscht. Es kann sich aber auch um die "Momentauf =
nahme" eines im höchsten Maße dynamischen Zustandes
handeln, im Extremfall derart, daß der Stau durch nichts
anderes als durch eine lokal begrenzte Driftverzögerung
zustandekommt. Jedenfalls setzt die weitere Analyse
andere Untersuchungsmethoden voraus. Die Voraussetzun =
gen für eine experimentelle Fortführung der Analyse
sind nun erarbeitet.

III. FREILANDEXPERIMENTE ZUM VERHALTEN DES KREBSPLANKTONS IN DURCHSTRÖMTEN RÖHREN IM BEREICH DES SEEAUSFLUSSES.

Es besteht kein Zweifel, daß eine erschöpfende Analyse durch die im folgenden zu schildernden Freilandexperimente von vornherein ausgeschlossen ist. Das liegt vor allen Dingen daran, daß eine Beobachtung einzelner Tiere nicht möglich ist. Ein wesentlicher Fortschritt gegenüber den Freilanduntersuchungen kann jedoch erreicht werden, wenn die Verteilung einer definierten Population vor Beginn eines Strömungseinflusses bekannt ist und dessen Wirkung aufgrund der späteren Verteilung der Population beurteilt werden kann. Ein derartiges Verfahren ist mit dem von mir verwendeten "Strömungsrohr" durchführbar.

III.1. Methodik und Fragestellung.

Das Strömungsrohr ist ein 150 cm langes Plexiglasrohr von 15 cm Durchmesser, das in sechs gleich große Kammern zu je 25 cm Länge unterteilt ist. Die Kammern lassen sich durch Aluminiumschieber "tierdicht" voneinander abschließen. Jede Kammer besitzt auf halber Länge einen Rohrabfluß von 2,5 cm Durchmesser und 5 cm Länge. Über diesen läßt sich ein kurzer Plexiglasstutzen schieben, der an einem Ende mit Planktongaze überzogen ist. Beim Heben dieser Versuchsanlage über die Wasseroberfläche fließt das Wasser in der Röhre durch die Rohrabflüsse ab, während die Tiere durch den Gazeverschluß zurückgehalten werden.

Beim Experiment wird die Röhre horizontal und mit ihrer Längsachse parallel zur Strömungsrichtung in den See bzw. den Abfluß eingetaucht. Zum Einsetzen der Tiere wird die Anlage zunächst so gedreht, daß die Abflußöffnungen nach oben gerichtet sind. Die Versuchsanlage wird dann so gedreht, daß die Tiere in die Strömung gelangen.

suchstiere werden durch eine dieser Öffnungen in das Rohr gebracht, während die Kammern durch Schieber noch geschlossen sind. Anschließend wird die Anlage in ihre Normallage - Ablaufstutzen nach unten - gedreht und einige Minuten abgewartet, bis sich das Wasser in der "Einsetzkammer" "beruhigt" hat und die Tiere ungehindert umherschwimmen. Das Experiment beginnt mit dem Hochziehen der Schieber, sodaß die außerhalb der Röhre gegebene Strömung auch innerhalb wirksam wird. Seine Dauer richtet sich einerseits nach der Lage der Einsetzkammer und andererseits nach der Strömungsgeschwindigkeit im Rohr; denn bei diesem Versuch soll die Drift der eingesetzten Tiere mit der gleichzeitig erfolgten Verlagerung des Wasserkörpers verglichen werden. Die Zeit wird dabei so bemessen, daß der Wasserkörper der Einsetzkammer das hintere Ende der Röhre gerade eben verlassen hat. Wegen der annähernd parabolischen Geschwindigkeitsverteilung bewegt sich der Wasserkörper in der Anlage nicht einheitlich, sodaß die mittlere Strömungsgeschwindigkeit vom Zentrum bis zu einem Abstand von 3 cm zur Röhrenwand für die Zeitbemessung zugrundegelegt wurde. Mit Beendigung des Experiments werden die Kammern simultan geschlossen und das Rohr langsam über den Wasserspiegel gehoben, sodaß das Wasser ausfließen kann. Die auf den Gazefiltern nach mehrmaligem Spülen zurückgebliebenen Tiere werden in ein Sammelgefäß gebracht, mit Formol fixiert und unter dem Mikroskop ausgezählt.

Um die in die Röhre eingesetzten Plankter von jenen zu unterscheiden, die während des Experiments mit dem einströmenden Wasser neu hinzukommen, wurden die Versuchstiere einige Zeit vor dem Experiment in einer Karminrotlösung gehalten bis sie durch Anfärbung eindeutig von den später, während des Experiments da =

zugerateten Tieren zu unterscheiden waren. Darüber hinaus bot sich die Möglichkeit, jeweils mit solchen Planktern zu experimentieren, die in den betreffenden Gewässern nicht vorkamen.

Nach den Ergebnissen der bisher geschilderten Freilanduntersuchungen wäre es naheliegend gewesen, die Strömungsröhre in den verschiedenen Bereichen des zum Seeausfluß strömenden Wassers aufzustellen, um durch Experimente zu überprüfen, 1) ob die Tiere in großer Entfernung vom Ausfluß infolge des Fehlens geeigneter optischer Marken uneingeschränkt der Drift ausgeliefert sind, 2) ob bei hinreichender Ufernähe, in einem Bereich relativ geringer Strömungsgeschwindigkeit, in Gegenwart geeigneter optischer Marken eine Kompensation möglich ist und 3) ob trotz Gegenwart geeigneter optischer Marken im Bereich größerer Strömungsgeschwindigkeit innerhalb des Abflusses eine Verhinderung der Drift nicht mehr möglich ist. Die Anlage ließ sich jedoch nur über einer Wassertiefe von ca 150 cm sicher aufstellen. Die Experimente konnten deshalb nur innerhalb des engeren Bereichs des BANSEE-Ausflusses durchgeführt werden. Aus diesem Grund mußten die aufgeworfenen Fragestellungen eingeschränkt und zunächst geprüft werden, ob die Plankter in der Lage sind, die Drift in Gegenwart optischer Bezugsmarken zu kompensieren oder zu mindest zu verzögern.

Ein über dem Ausfluß des BANSEEs gelegener Holzsteg führte zu dem Verdacht, daß die auf der Seeseite des Stegs zu beobachtenden "Planktonschwärme" sich mit seiner Hilfe orientieren würden. Diese Denkmöglichkeit war Anlaß für Experimente mit dem Strömungsröhr. Es boten sich folgende Anordnungen an: 1) Aufstellen der Anlage in unterschiedlicher Entfernung vom Steg, 2) Beeinträchtigung bzw. Ausschaltung einer möglichen

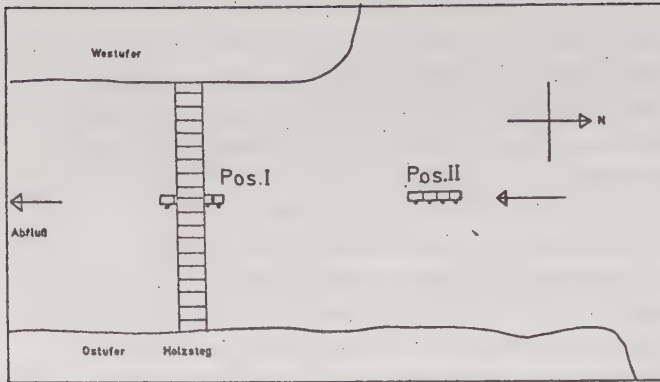


Abb.38: Ausflußbereich des BANSEES (1:450) mit den eingetragenen Standorten (Pos. I und II) der Experimente mit dem Strömungsrohr (vgl. Abb. 6). Der Pfeil zeigt die Strömungsrichtung an.

Orientierung nach dem Steg durch Ansetzen nächtlicher Versuche, oder durch geeignete Manipulation an der Röhre selbst (Abdeckung!) und 3) Kontrollversuche im stehenden Wasser durch Abschluß der Röhre.

Zusammenstellung der Versuche nach Versuchsgruppen (I und II),

V e r s u c h s g r u p p e I : Die seeseitige Kante des Stegs verläuft quer über die Mitte der Einsetzkammer II (vgl. Abb. 38) (Versuchstiere: EUDIAPTOMUS GRACILIS und DAPHNIA CUCULLATA ; 8 Einzelversuche zu je 30 Tieren).

I.1. Versuche bei Tageslicht (Versuchsdauer: 40 sec).

1.1. Bew. 0/10; Sonnenschein; (13.9.71, 15³⁰ Uhr und 14.9.71, 15³⁰ Uhr); Strömungsgeschwindigkeit $v = 3,2 (\bar{+} 0,20)$ cm/sec

1.2. Versuche ohne Strömung: Bew. 0/10; Sonnenschein; (13.9.71, 16⁰⁰ Uhr); $v = 0$ cm/sec

I.2. Versuche bei Dunkelheit (Versuchsdauer: 40 sec).

2.1. Bew. 0/10; Vollmond (direkte Beleuchtung der Anlage); (13.9.71, 19³⁵ Uhr sowie 14.9.71, 20⁰⁵ Uhr); $v = 3,2 (\bar{+} 0,30)$ cm/sec.

2.2. Versuche ohne Strömung: Bew. 0/10; Vollmond (direkt); (13.9.71, 21⁵⁰ Uhr); $v = 0$ cm/sec.

2.3. Versuche nach Abdeckung der Röhre (14.9.71, 22⁰⁵ Uhr); $v = 3,2(\bar{7} \ 0,20)$ cm/sec.

Versuch s g r u p p e II: Die Mitte der Ein = setzkammer (II) ist um 10 m in Richtung Seemitte ver = schoben (vgl. Abb. 38); (Versuchstiere: EUDIAPTOMUS GRA = CILIS und DAPHNIA CUCULLATA, 8 Einzelversuche zu je 30 Tieren).

II.1. Versuche bei Tageslicht (Versuchsdauer: 60 sec).

1.1. Bew. 0/10; Sonnenschein; (19.9.71, 15²⁰ Uhr und 22.9.71, 15⁴⁵ Uhr); $v = 2,0$ cm/sec.

1.2. Versuche ohne Strömung: Bew. 0/10; Sonnenschein; (19.9.71, 17⁰⁰ Uhr und 22.9.71, 16³⁰ Uhr); $v = 0$ cm/sec.

II.2. Versuche bei Dunkelheit (Versuchsdauer: 60 sec).

2.1. Bew. 0/10; Mondschein (direkt); (19.9.71, 10³⁵ Uhr und 22.9.71; 19³⁰ Uhr); $v = 2,0(\bar{7} \ 0,10)$ cm pro sec.

2.2. Versuche ohne Strömung: Bew. 0/10; Mondschein (direkt); (19.9.71, 21³⁰ Uhr); $v = 0$ cm/sec.

2.3. Versuche nach Abdeckung der Röhre (22.9.71, 21⁴⁰ Uhr); $v = 2,0(\bar{7} \ 0,20)$ cm/sec.

III.2. Ergebnisse der Strömungsexperimente.

Die Ergebnisse der Strömungsexperimente in der Nähe des Steges (Pos. I, vgl. Abb. 38) zeigen, daß sich EUDIAPTOMUS wie DAPHNIA (Versuchsgruppe I, vgl. Abb. 39 EUDIAPTOMUS bzw. Abb. 40 DAPHNIA jeweils a und b) in den Versuchen ohne Strömung, in denen eine Durchströmung des Plexiglasrohres verhindert wird, vom Steg seewärts entfernen, obwohl grundsätzlich auch die Möglichkeit besteht, in die entgegengesetzte Richtung zu schwimmen. Der Unterschied der beiden Schwimmrichtungen besteht darin, daß die Plankter in Richtung der Strömung zunächst

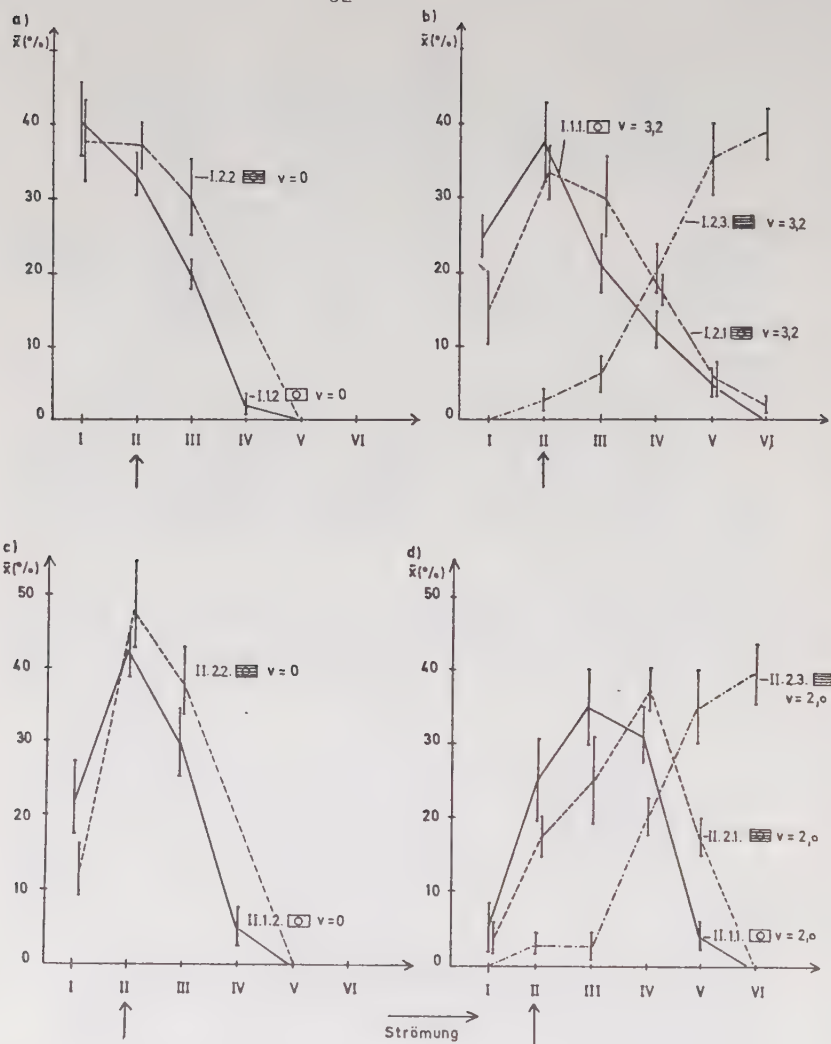


Abb.39 : Ergebnisse der Versuche mit dem Strömungsrohr (EUDIAPTOMUS GRACILIS). Obere Reihe (a,b): Versuchsgruppe II. Die Teilbilder a und c enthalten die Ergebnisse der Versuche ohne Strömung. In b und d sind die Tiere der Strömung ausgesetzt und zwar bei Tageslicht (mit Sonne) $\square$, bei Mondlicht $\blacksquare$ und nach Abschirmung der Oberlicht = Bereiche $\hatched$. Einsetzkammer II (Pfeil).

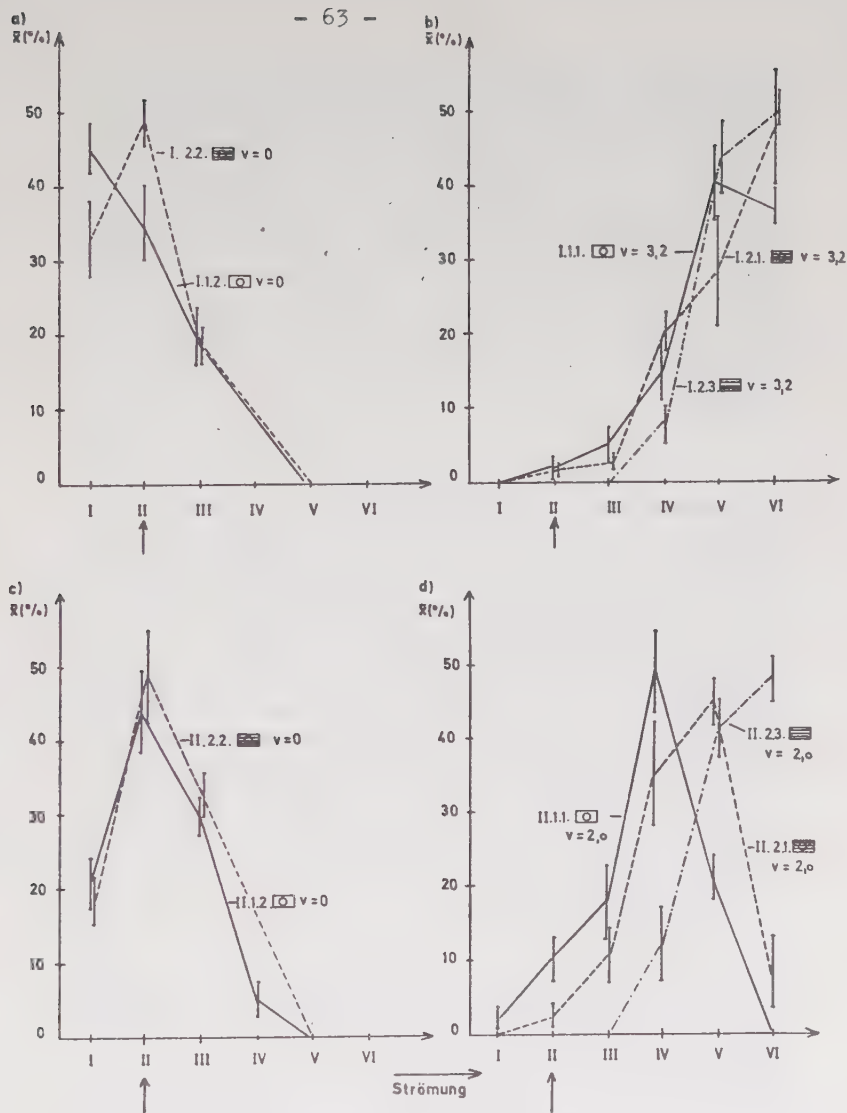


Abb. 4c: Ergebnisse der Versuche mit dem Strömungsrohr (DAPHNIA CUCULLATA). Obere Reihe (a, b): Versuchsgruppe I. Untere Reihe (c, d): Versuchsgruppe II. Die Teilbilder a und c enthalten die Ergebnisse der Versuche ohne Strömung. In b und d sind die Tiere der Strömung ausgesetzt und zwar bei Tageslicht (mit Sonne) □, bei Mondlicht ▨ und nach Abschirmung der Oberlichtbereiche ■. Einsetzkammer II (Pfeil).

unter den Steg geraten würden d.h. in eine Zone herabgesetzter Helligkeit. Dies ist in der entgegengesetzten, von ihnen gewählten Richtung nicht der Fall. Demnach bevorzugen die Tiere die Richtung, die sie in die größere Helligkeit führt. In der Nacht reicht der Helligkeitsunterschied, anscheinend nicht aus, einer der beiden Wahlmöglichkeiten eindeutig den Vorzug zu geben, denn die Crustaceen breiten sich nach beiden Seiten aus, wobei dieses Bestreben bei EUDIAPTOMUS stärker ausgeprägt ist als bei DAPHNIA, die vornehmlich in der Einsetzkammer (II) bleibt.

Die Versuche mit Strömung zeigen, daß EUDIAPTOMUS sowohl am Tag, als auch in der mond hellen Nacht in der Lage ist, seine Position in der Einsetzkammer zu halten, bzw. sogar gegen die Strömung voranzuschwimmen; nur eine Minderheit wird von der Strömung abgetrieben. Unter Berücksichtigung der während der Versuche erfolgten Versetzung der Wassersäule aus der Einsetzkammer zum Ende des Strömungsrohres kann behauptet werden, daß EUDIAPTOMUS unter beiden Bedingungen zu einer wesentlichen Driftkompensation befähigt war. Dieses Vermögen fällt aus, sobald die Röhre nach oben abgedunkelt ist. Die Tiere nehmen in der Einsetzkammer an Zahl auffallend ab. Sie sammeln sich gegen das hintere Ende der Röhre zu an.

DAPHNIA zeigt andere Verteilungsbilder: Die Tiere werden in jedem Fall verdriftet. Nach den Ergebnissen der Freilanduntersuchungen zu urteilen, ist für DAPHNIA die Strömung in diesem Bereich zu stark, so daß es nicht ins Gewicht fällt, ob in dem einen oder anderen Fall möglicherweise noch eine Orientierung erfolgt oder grundsätzlich ausgeschlossen (Versuche bei Abdunklung) ist. Entscheidend dürfte die unzureichende Schwimmfähigkeit sein, für die eine Strömungsgeschwindigkeit von 3,2 cm/sec nicht mehr kompensierbar ist.

Die Ergebnisse am Standort II der Röhre (vgl. Abb. 38) fallen z.T. anders aus (Versuchsgruppe II; vgl. Abb. 39 und 40 jeweils c und d). Die Versuche ohne Strömung zeigen, daß eine starke Bevorzugung einer der beiden möglichen Wanderrichtungen fehlt. Obwohl sich die Tierzahlen in den beiderseits der Einsetzkammer II liegenden Kammern I und III wesentlich voneinander unterscheiden, so ist doch sicher, daß das Verteilungsbild anderer Art ist. Die Versuche in der Strömung zeigen, daß bei Abdeckung des Oberlichtbereichs (trotz der im Vergleich zur Position I geringeren Strömung) nach wie vor eine auffallend starke Verdriftung der Tiere - EUDIAPTOMUS wie DAPHNIA - erfolgt. Bei Tageslicht ergeben sich jedoch andere Verteilungen. Die Hauptmasse der Tiere beider Arten wird verdriftet (Tiermaxima in den Kammern III und IV) - EUDIAPTOMUS weniger stark als DAPHNIA - doch bleibt die Höhe der Verdriftung im Vergleich zur ebenfalls versetzten Wassersäule aus Kammer II um weniger als die Hälfte zurück. Weiterhin fällt auf, daß EUDIAPTOMUS stärker verdriftet wird als am Standort I, während DAPHNIA sich gerade umgekehrt verhält. Die Daphnien werden am Standort II weniger weit abgetrieben. Die Drift in der mond hellen Nacht ist vielleicht noch etwas größer, doch sind die bei Tag bzw. bei Nacht gefundenen Werte nicht (signifikant) verschieden. Die am Standort I gefundenen Verteilungsunterschiede zwischen DAPHNIA und EUDIAPTOMUS liegen hier nicht mehr vor, was m.E. dafür spricht, daß sie auf unterschiedlicher Schwimmfähigkeit beruhen und nicht auf einer unterschiedlichen Orientierungsfähigkeit zurückzuführen sind. Am Standort II fällt infolge der geringeren Strömung die schlechtere Schwimmleistung von DAPHNIA nicht mehr ins Gewicht.

Die geschilderten Versuchsergebnisse lassen sich mit den Befunden der Freilanduntersuchungen zwanglos in

Einklang bringen. Sie stützen die Vermutung, daß eine Kompensation der Drift nur in begrenztem Umfang möglich ist, weil die Schwimmfähigkeit der untersuchten Arten mehr oder weniger gering ausgebildet ist. Darüber hinaus erhärtet sich die Annahme, daß die Kompensation der Drift dort, wo sie aufgrund der gegebenen Strömungsgeschwindigkeit möglich ist, nur in Gegenwart optischer Marken erfolgt.

Die Horizontüberhöhung am Versuchsplatz der Experimente mit dem Strömungsrohr (Pos. I und Pos. II; vgl. Abb. 38) ist in Abbildung 41 dargestellt. Es besteht kein Zweifel, daß der Steg bei den Experimenten an Position I als optische Marke für die Orientierung der Krebsplankter eine überragende Bedeutung besitzt (vgl. Abb. 41, oben), während er für die Orientierung an Position II (vgl. Abb. 41, unten) in seiner Bedeutung als optischer Bezugspunkt, im Vergleich zur Ausbildung der übrigen Horizontüberhöhung in der Umgebung des Ausflusses in den Hintergrund tritt. Das vom Steg an Position II im Oberlichtbereich verursachte Dunkel-
feld nimmt in seiner flächenmäßigen Ausdehnung gegenüber dem an Position I verursachten um mehr als das Achtfache ab.

Obgleich es unter entsprechendem Arbeitsaufwand möglich wäre, das Verhalten und speziell die Orientierung der Krebse im Freiland präziser zu beschreiben, spricht vieles dafür, die Freilandexperimente auf der Basis der bisherigen Befunde zu beenden und die weitere Analyse in das Labor zu verlegen. Es ist prinzipiell möglich, die Bedeutung lokaler Gegebenheiten für die optische Orientierung genauer zu untersuchen, doch kommt es darauf nicht unbedingt an, nachdem die besprochenen Experimente gezeigt haben, daß unter natürlichen Bedingungen eine Verdriftung grundsätzlich dann verhindert werden kann, wenn optische Marken vorhanden sind.

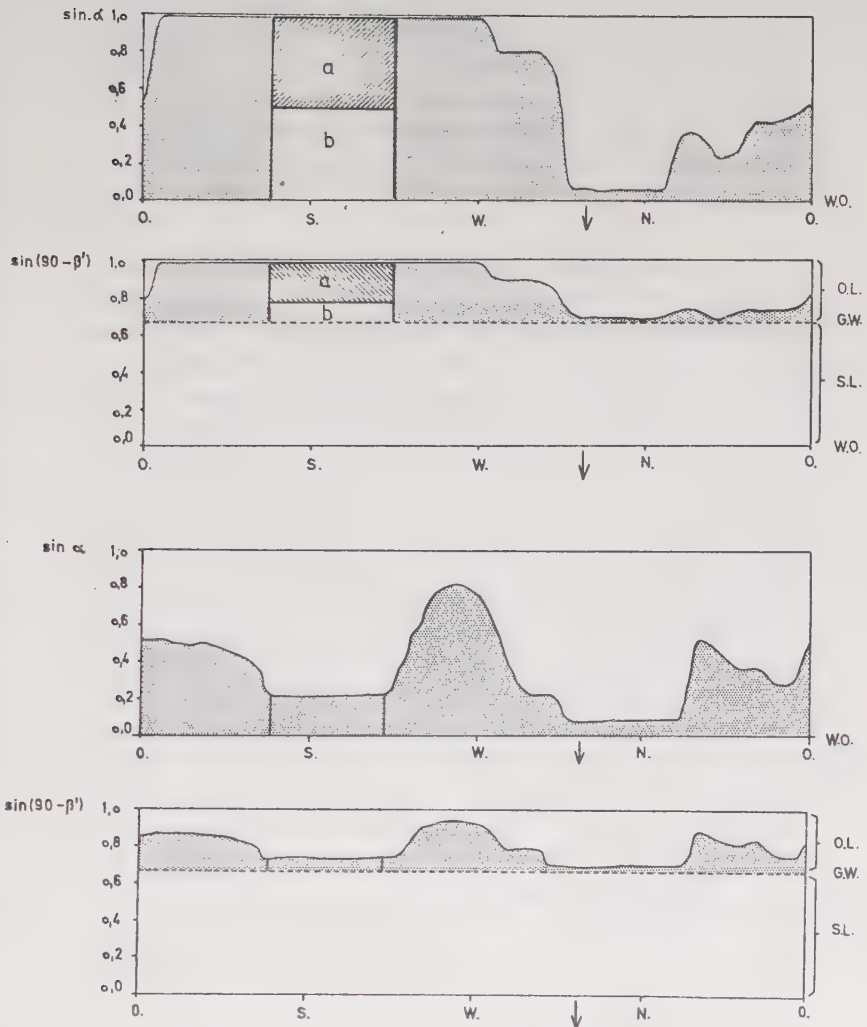


Abb.41: Horizontüberhöhung am Versuchsplatz Position I (oben) und Position II (unten) (vgl. Abb.38) im BANSEE-Ausflußbereich über der Wasseroberfläche ($\sin \alpha$) und unter Berücksichtigung des Brechungswinkels ($\sin 90 - \beta'$) unter Wasser. a = Unterseite des Stegs; b = Ausblick unter dem Steg hindurch in Richtung der Uferböschung des Seeausflusses. Der Pfeil entspricht der Strömungsrichtung die annähernd von NNW nach SSO strömt. Um diese Strömung zu kompensieren mußten sich die Plankter somit in Richtung NNW einstellen. W.O. = Wasseroberfläche; G.W. = Grenzwinkel; O.L. = Oberlicht = bereich; S.L. = Seitenlichtbereich.

Normalerweise können dies nur solche sein, die innerhalb des Oberlichtbereichs sichtbar sind d.h. innerhalb des doppelten Grenzwinkels, denn außerhalb dieses Bereichs gibt es keine festen optischen Marken (ausgenommen im Flachwasserbereich oder in unmittelbarer Ufernähe, doch trifft für den gewählten Versuchsort weder das eine noch das andere zu).

Im Labor bietet sich die Möglichkeit an, die Testbedingungen erheblich zu vereinfachen und so eindeutige Beziehungen zwischen den gewählten optischen Marken und dem Verhalten der Tiere herzustellen. Der Vorteil, anstelle der komplizierten Form einer natürlichen Horizontüberhöhung mit ihren unterschiedlichen Helligkeitswerten eine einfache geometrische Form als optische Marke anzubieten, liegt auf der Hand. Hinzu kommt die Möglichkeit, die Licht- und Strömungsverhältnisse konstant zu halten und nicht zuletzt der besondere Vorteil, die Versuchstiere einzeln beobachten zu können. So läßt sich das Verhalten der Tiere unmittelbar beobachten, während es sich in den bisherigen Anordnungen nur indirekt, und zwar aufgrund der Verlagerung der in die Anlage eingesetzten "Populationen" ermitteln ließ.

IV. LABOREXPERIMENTE ZUR OPTISCHEN ORIENTIERUNG IN DER STRÖMUNG.

IV.1. Das Verhalten der Tiere während der Drift.

IV.1.1. Methodik.

IV.1.1.A. Strömungskanal und Strömungserzeugung.

Für die Laborexperimente wurde eine Strömungsrinne aus glasklarem Plexiglas gefertigt. Sie besteht aus einem 200 cm langen, 15 cm hohen und 15 cm breiten Kanal, an dessen Enden je ein Becken von 60 x 40 x 40 cm (als Zu- und Ablaufbecken) angebracht sind (Abb. 42). Bei derseits dieses Experimentierkanals ist - ebenfalls aus Plexiglas - ein weiterer abgeschlossener Wasserbehälter mit je 15 cm Breite (Mindestabstand $a = \tan 48,6^\circ \times 14 \text{ cm}$ (=Höhe des Wasserstandes)) angebracht. Bei gleichem Wasserstand in den beiden Seitenbecken und im Experimentierkanal bleibt das optische Muster im Oberlichtbereich für das Versuchstier im Experimentierkanal, bei gegebener Position über dem Grund, unabhängig von seinem Abstand zur seitlichen Kanalwand gleich. Dies wäre nicht der Fall, wenn die Seitenwände des zentralen Kanals nicht an Wasser, sondern an Luft grenzen würden, wie sich leicht durch die Konstruktion des Strahlenverlaufs von einem Punkt unter Wasser ausgehend, unter Berücksichtigung der unterschiedlichen Brechzahlen von Luft und Wasser zeigen läßt.

Die Außenwand der beiden seitlichen Wasserbecken, der Zu- und Ablaufbehälter, sowie die Grundplatte der Anlage, mit Ausnahme des Experimentierkanals sind geschwärzt; Zu- und Ablaufbecken sind auch nach oben vor Lichteinfall abgeschirmt. Auf diese Weise erreicht man, daß die beiden Enden des Kanals gleich dunkel sind. Durch Abdecken der Oberseite des zentralen Kanals und der seitlichen Wasserbecken mit dickem ($\sim 5 \text{ mm}$), weißem Plexi =

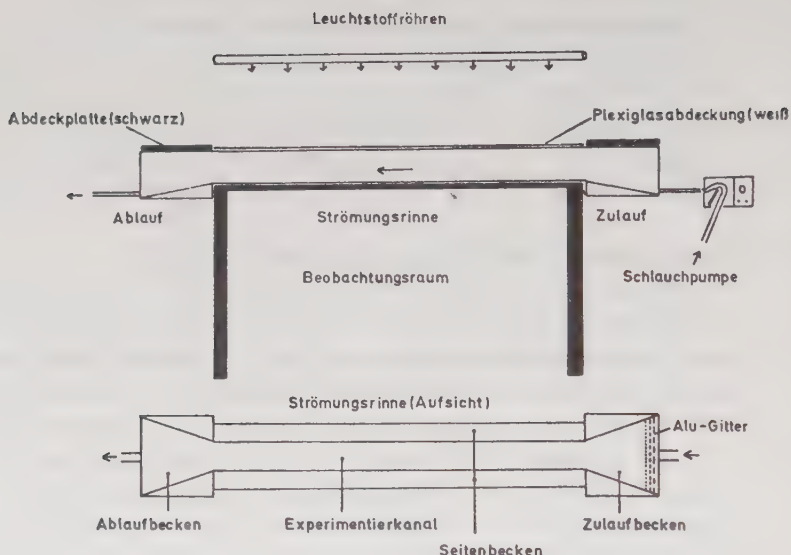


Abb. 42 : Aufbau der Versuchsanlage zur Direktbeobachtung von Planktoncrustaceen in der Strömung.

glas ist eine homogene Helligkeitsverteilung im Oberlicht = bereich gewährleistet, sodaß auch bei Helligkeit keine optischen Bezugspunkte gegeben sind. Das ist erst dann der Fall, wenn auf der Oberseite der weißen Plexiglas = abdeckplatte mit schwarzem Papier Muster angebracht sind. Die Lichtquellen befinden sich oberhalb der weißen Plexiglasabdeckung (2 Leuchtstoffröhren; TL 40 W PHILIPS).

Die gesamte Anlage steht auf einem 75 cm hohen Trage = gestell, sodaß die Beobachtung der Tiere von unten her durch die Grundplatte des Experimentierkanals möglich ist. Durch die allseitige Abgrenzung des Beobachtungs = raums mit schwarzen Tüchern ist dieser völlig dunkel.

Zur Erzeugung der Strömung wurde eine MULTIFLEX-Schlauch = pumpe verwendet, deren Drehzahl kontinuierlich verstellbar

Tabelle 2: Gemessene Teilgeschwindigkeiten innerhalb einer Querschnittsfläche senkrecht zur Strömungsrichtung im Zentrum des Experimentierkanals. I: Randbereich (1 cm vom linken Rand entfernt); II: 3 cm vom linken Rand; III: Mitte; IV: 3 cm vom rechten Rand; V: Randzone rechts. 1.: Wasseroberfläche(W.O.); 2.: 2 cm unter der W.O.; 3.: 4 cm unter der W.O.; 4.: 7 cm unter der W.O.; 5.: 11 cm unter der W.O.; 6.: 1 cm über dem Boden.

	I	II	III	IV	V
1.	0,45 $\pm$ 0,04	0,73 $\pm$ 0,12	0,81 $\pm$ 0,10	0,78 $\pm$ 0,10	0,37 $\pm$ 0,03
2.	0,86 $\pm$ 0,04	1,33 $\pm$ 0,26	1,42 $\pm$ 0,20	1,36 $\pm$ 0,12	0,90 $\pm$ 0,05
3.	0,82 $\pm$ 0,12	1,32 $\pm$ 0,30	1,35 $\pm$ 0,17	1,39 $\pm$ 0,10	0,90 $\pm$ 0,15
4.	0,95 $\pm$ 0,10	1,33 $\pm$ 0,15	1,34 $\pm$ 0,18	1,35 $\pm$ 0,27	0,95 $\pm$ 0,17
5.	0,90 $\pm$ 0,21	1,39 $\pm$ 0,13	1,30 $\pm$ 0,20	1,37 $\pm$ 0,20	0,90 $\pm$ 0,10
6.	0,82 $\pm$ 0,05	0,99 $\pm$ 0,20	0,98 $\pm$ 0,09	0,99 $\pm$ 0,13	0,82 $\pm$ 0,08

ist. Das Wasser wird im Ablaufbecken angesaugt und in das Zulaufbecken gepumpt. Das zunächst stark turbulente Wasser strömt von hier aus durch drei Alu-Gitter, deren Gitterdurchmesser in Richtung Strömung abnehmen. Zusammen mit der konischen Führung der Seitenwände und der Grundplatte (vgl. Abb. 42, unten) des Zulaufbehälters bewirken sie eine weitgehende Laminarität der Strömung. Diese Laminarität bleibt bis zu einer Strömungsgeschwindigkeit von ca 1,6 cm/sec (im Zentrum des Kanals gemessen) erhalten. (Bei höheren Geschwindigkeiten dreht sich die Wassersäule schraubenförmig um ihre Längsachse; unter derartigen Bedingungen wurden keine Versuche durchgeführt).

Im Gegensatz zu den Freilandexperimenten konnte und sollte in den Laborversuchen auf die Strömungsverteilung im Experimentierkanal besonders geachtet werden. Durch zahl =



Abb.43: Anordnung der Meßpunkte (1:2) innerhalb der Querschnittsfläche senkrecht zur Ausbreitungsrichtung der Strömung im Zentrum des Experimentierkanals. Das umrahmte Feld umgrenzt einen Bereich annähernd gleicher Strömungsgeschwindigkeiten (vgl. Tabelle 2).

reiche, mit der Farbversetzmethode durchgeführte Messungen an verschiedenen Punkten innerhalb einer Querschnittsfläche senkrecht zur Strömungsrichtung in der Mitte der Beobachtungsstrecke ergaben sich z.T. erheblich unterschiedliche Teilgeschwindigkeiten (vgl. Tabelle 2). Die genannte Farbversetzmethode besteht darin, daß man die Öffnung einer feinen Kanüle an den gewünschten Ort bringt, dort den verwendeten Farbstoff (= Fluoreszin) in geringen Mengen ausspritzt und gleichzeitig eine Stoppuhr betätigt. Die Strömung im Experimentierkanal war so beschaffen, daß sich vom Ort der Farbstoffzugabe ein gefärbter "Faden" in Strömungsrichtung ausbreitete. Sobald dieser "Faden" eine Markierung auf der Grundplatte erreichte, wurde die Zeit gestoppt. Das in Abbildung 43 und in Tabelle 2 umrahmte Feld umgrenzt eine Gruppe von annähernd gleichen Strömungsgeschwindigkeiten, deren Mittelwert als jeweilige Strömungsgeschwindigkeit angegeben ist. In der Tabelle 2 sind diese als Beispiel für die mittlere Strömungsgeschwindigkeit von 1,3 cm/sec zusammengestellt. Außerhalb dieses Bereichs nehmen die Geschwindigkeiten ab und

erreichen unmittelbar am Rand den Wert = 0. Bei den zu schildernden Versuchen kam es darauf an, das Verhalten der Tiere mit bestimmten Strömungsgeschwindigkeiten in Beziehung zu setzen, sodaß nur solche Krebse in die Beobachtung einbezogen wurden, die sich innerhalb eines Bereichs annähernd gleicher Strömungsgeschwindigkeiten befanden.

IV.1.1.B. Beschreibung der getesteten Helligkeitsmuster.

Mit Hilfe der gewählten Versuchsanordnungen sollten vor allen Dingen einige prinzipielle optische Kriterien, wie sie für die größeren und kleineren Entfernungen eines Seeausflusses charakteristisch sind, nachgeahmt und ihre Bedeutung für das Schwimmverhalten der Crustaceen untersucht werden.

a) Situation "Pelagialbereich".

In hinreichender Entfernung vom Ufer eines Sees hat die Horizontüberhöhung keinen Einfluß auf das Helligkeitsmuster innerhalb des kritischen Winkels (= Oberlichtbereich). Bei gleichmäßiger Bewölkung sind die Helligkeitswerte in dem "kreisförmigen Fenster" an der Wasseroberfläche, das von den, von einem beliebigen Punkt unter Wasser ausgehenden Grenzstrahlen gebildet wird, im Idealfall gleich. Außerhalb des Grenzwinkels gibt es innerhalb gleicher Breitenkreise (vgl. S.74) ebenfalls keine wesentlichen Unterschiede in der Helligkeit. Für ein Tier unter Wasser gibt es daher keine festen, optischen Bezugsmarken. Wird es durch Strömungen parallel zur Wasseroberfläche versetzt, so ändert sich das Helligkeitsmuster nicht. Eine optische Kontrolle dieser Bewegungen ist daher ausgeschlossen, und es ist nach den bisherigen Befunden zu erwarten, daß eine Verdriiftung stattfindet. Eine Nachahmung der geschilderten "Pelagialsituation" wird in der Strömungsrinne dann erreicht, wenn sie oben von einer weißen Plexiglasscheibe abgedeckt wird. Die schwarzen Abdeckplatten des Zu- und

Ablaufbeckens wirken zwar als Horizontüberhöhung, ihr Einfluß kann aber infolge der geringen Höhe über dem Wasserspiegel erst ab einer Entfernung von 40 - 50 cm vor dem Zu- bzw. Ablaufbecken zur Geltung kommen, d.h. in der Experimentierrinne herrscht in einer Länge von ca 100 cm eine Helligkeitsverteilung, die im Prinzip den Verhältnissen im Pelagial entspricht. Bei kompletter Abdunklung ist die nächtliche Situation nachgeahmt.

Die räumliche Helligkeitsverteilung im Zentrum des Experimentierkanals wurde in einer Tiefe von 7 cm unter Wasser mit einem Selen-Photoelement gemessen. Das Gehäuse des verwendeten Gerätes, dessen Öffnungswinkel durch parallel gelagerte, schwarze Metallröhren auf 20° eingengt war, wurde in 20° -Schritten um die vertikale Achse im Mittelpunkt des kreisrunden Photoelements gedreht. Nach Messung des Zenitwerts wurde das Element um 20° , 40° , 60° , und 80° aus dem Lot gedreht. Bei diesen Stellungen konnten im Verlauf einer Drehung um 360° jeweils 18 Helligkeitswerte in den verschiedenen "Breitenkreisen" mittels eines MULTIPLEX-Galvanometers registriert werden. Die Meßwerte werden in einem Kreisdiagramm in relativen Einheiten (bezogen auf den Maximalwert = 100 %) dargestellt. Die Helligkeitswerte $< 10\%$ des Maximalwerts sind durch dunkle Felder gekennzeichnet. In der Abbildung 44 ist die räumliche Helligkeitsverteilung im Zentrum des Experimentierkanals für die "Pelagialsituation" dargestellt.

b) Situation "Litoralbereich"

Es hängt von der Höhe der Horizontüberhöhung ab, von welcher Uferentfernung an sie als optisches Muster innerhalb des "Oberlichtbereichs" erkennbar wird. Wo dies der Fall ist, sind die betreffenden Helligkeitswerte uferwärts wesentlich niedriger als in den übrigen Raumrichtungen. Für ein Tier, das in Richtung Ufer driftet, entsteht somit innerhalb des "kreisrunden Fensters" an der Wasseroberfläche ein "Dunkelfeld", das mit zu =

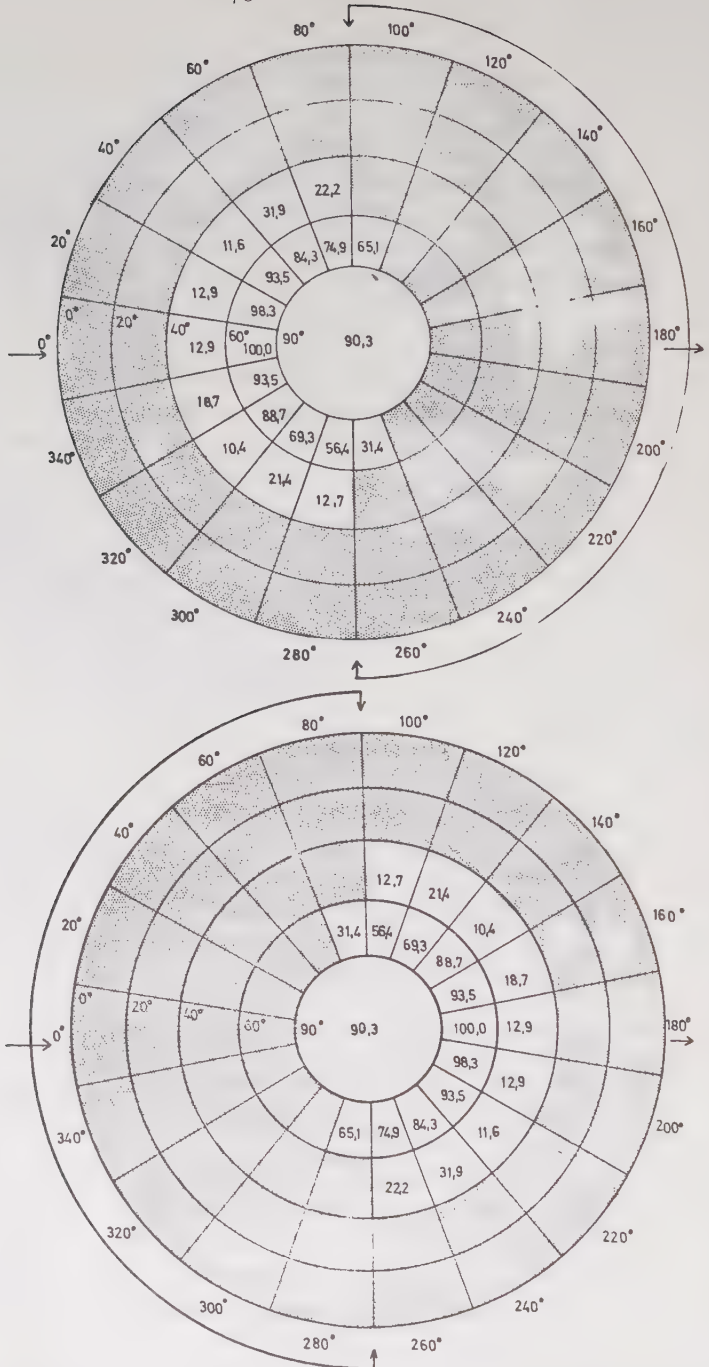


Abb.45: Testsituation "Litoralbereich". Räumliche Helligkeitsverteilung an der Startlinie der Driftversuche (vgl. Abb.44).

nehmender Annäherung wächst. Unter diesen Umständen ist eine Drift, z.B. in Richtung Ufer, optisch kontrollierbar. Das gilt auch dann, wenn die Horizontüberhöhung durch den Seeausfluß unterbrochen ist. Eine Nachahmung der geschilderten "Litoralsituation" wird in der Strömungsrinne dadurch erreicht, daß die dunkle Abdeckplatte des Ablaufbeckens in Richtung Rinnenmitte erweitert wird. Diese Erweiterung war auch vom Zulaufbecken aus möglich, sodaß insgesamt drei Fälle geprüft werden konnten: 1) Drift in Richtung Ufer (Abb. 45, oben), 2) Drift vom Ufer weg (Abb. 45, unten) und 3) Drift parallel zum Ufer (vgl. Abb. 2 und 3; Strömungsverlauf im BANSEE). Diese spezielle Situation wird nachgeahmt, indem die dunkle Abdeckplatte seitlich, in der gesamten Länge des Experimentierkanals, angebracht wird. Das Dunkelfeld liegt dann parallel zur Strömungsrichtung.

IV.1.1.C. Das Testverfahren.

Innerhalb ein und derselben Art ist die Schwimmgeschwindigkeit der Individuen sehr unterschiedlich und wahrscheinlich vor allem von der Körpergröße, bei Daphnien zusätzlich von der Zahl der Embryonen im Brutraum abhängig. Aus diesem Grund wurden für die Experimente in der Strömungsrinne nur gleichgroße und zwar adulte Individuen¹⁾ ausgewählt. Die Größenangaben der Tiere sind in Tabelle 3 zusammengestellt. Leider war es nicht möglich, die bisher im Freiland getesteten Arten zu diesen Versuchen heranzuziehen, weil sie für die unmittelbare Beobachtung zu klein und/oder zu transparent waren. Da sich die folgenden Crustaceen in einigen wenigen vorausgegangenen Röhrenversuchen im Prinzip ähnlich verhielten wie die bisher getesteten, bot sich die Möglichkeit, die weitere Analyse mit diesen Tieren fortzuführen.

¹⁾ ohne Embryonen im Brutraum.

Tabelle 3: Größenangaben der im Labor getesteten Crustaceen.

BYTHOTREPES LONGIMANUS	: 1,1 - 1,3 mm (Kopf - hinterer Rand der Bruttasche) (Stachel: 5,5 - 6,5 mm).
POLYPHEMUS PEDICULUS	: 1,6 - 1,8 mm (Kopf - hinterer Rand der Bruttasche).
DAPHNIA MAGNA	: 2,9 - 3,2 mm (Kopf - hinterer Schalenrand).
DAPHNIA PULEX	: 2,5 - 2,6 mm (Kopf - Spinaende).
DAPHNIA LONGISPINA	: 1,8 - 2,0 mm (Kopf - Spinaende).
HETEROCOPE BOREALIS	: 2,9 - 3,2 mm (Rostrum - Ende der Furkalborsten).
MIXODIAPTOMUS LACINIATUS	: 1,8 - 2,0 mm (Rostrum - Ende der Furkalborste).

Um das Verhalten der Einzeltiere während der Drift direkt beobachten zu können, wurde folgendermaßen verfahren. Nach Einstellen der gewünschten Strömung wurden die Tiere in die Rinne eingesetzt. Durch die Manipulationen während des Einsetzens zeigten sich die Krebse jedoch erheblich gestört und waren $1/2 - 1$ Minute lang in ihrem Verhalten unnormale ("erschreckt"), sodaß es nicht zweckmäßig erschien, sie am Ort des zu testenden Beleuchtungsmusters einzusetzen. Dies geschah daher im Bereich der strömungsaufwärts gelegenen "Einsetzzone" (vgl. Abb. 46). Hier ließen sich die Tiere durch eine starke Deckenbeleuchtung in sonst verdunkelter Umgebung kurzfristig halten. Anschließend wurden sie durch eine strömungsabwärts gelegene "Locklampe" (vgl. Abb. 46, "Locklampe" a) in den Bereich gelockt⁺), in welchem ihr Verhalten unter dem Einfluß der dort gegebenen Testbeleuchtung beobachtet werden sollte. Diese

⁺) die Versuchstiere stellten sich in der Regel positiv phototaktisch ein und schwammen in Richtung max. Helligkeit. Auf diese Weise konnten sie durch die einander gegenüberliegenden "Locklampen" (vgl. Abb. 46) an jede beliebige Stelle innerhalb der Strömungsrinne "gebracht" werden.

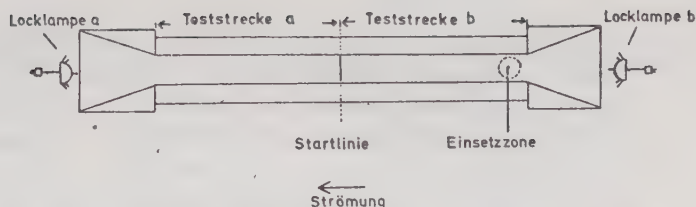


Abb.46: Strömungsversuche in der Strömungsrinne. Versuchsanordnung zur Bestimmung der Driftstrecke in Abhängigkeit vom Helligkeitsmuster und der Strömungsgeschwindigkeit. Die Wahl der Teststrecke (Teststrecke a oder b) ist abhängig von dem zu testenden Helligkeitsmuster im Oberlichtbereich.

eingeschaltet, sobald die Tiere den gewünschten Bereich erreicht hatten. "Locklampen"-Beleuchtung und Testbeleuchtung waren von etwa gleicher Intensität, aber ungleicher Helligkeitsverteilung. Mit Erreichen der Startlinie begann die Beobachtungszeit. Aus der Gruppe der Tiere, die sich dort aufhielten, wählte ich eines (zufällig!) aus, das sich innerhalb des ausgewählten Strömungsfeldes (vgl. Abb.43) befand. Für jede Testsituation wurden von mindestens 30 Einzeltieren 1) die Strecke der Drift, 2) das Verhalten während der Drift: Die Position des Kopfes in Bezug auf die Strömungsrichtung und die Schwimmaktivität, und vor allem 3) die Orte der Komposition, beobachtet.

Alle Untersuchungen wurden bei stehendem und fließendem Wasser, in letzterem Fall bei Strömungsgeschwindigkeiten (Mittelwerte) von $0,4 (\pm 0,1)$; $0,7 (\pm 0,1)$; $1,0 (\pm 0,1)$ und $1,4 (\pm 0,2)$ cm/sec durchgeführt. Die Beobachtungszeit dauerte 100 Sekunden; innerhalb dieser Zeit wurde die Wassersäule im Beobachtungsfeld (vgl. Abb. 43) z.B. bei einer Strömungsgeschwindigkeit von $v = 1,0$ cm pro sec um die Länge der Teststrecke (= 100 cm) veretzt.

IV.1.2. Ergebnisse.

Die Befunde der "Pelagialsituation" unter der Bedingung "Oberlicht homogen hell" zeigen folgendes: Im stehenden Wasser wird von keiner der getesteten Arten eine Schwimmrichtung bevorzugt; die Tiere bleiben in unmittelbarer Nähe der Startlinie (Abb.47). Mit Ausnahme von BYTHOTREPES ist das Verhalten der Tiere auch in der Strömung unorientiert (man beobachtet beliebige und fortwährend wechselnde Einstellungen). Die Driftstrecken entsprechen den jeweiligen Strömungsgeschwindigkeiten. BYTHOTREPES ist jedoch in der Lage, die Strömung zu kompensieren: Er stellt sich mit dem Vorderkörper gegen die Strömung ein und führt heftige Schwimmbewegungen aus. Dies gilt jedoch nur für den Geschwindigkeitsbereich zwischen 0,4 - 1,0 cm/sec. Bei größeren Geschwindigkeiten (z.B. 1,4 cm/sec) wird auch er verdriftet. In dieser Situation behält er seine Körperposition - Orientierung gegen die Strömung - bei. Ein ähnliches Orientierungsverhalten beobachtet man auch bei den übrigen Arten; dies jedoch erst dann, wenn sie sich durch die Drift dem Ablaufbecken genähert haben. In diesem Bereich beginnt anscheinend die über dem Ablaufbecken befindliche Abdeckung als optische Marke wirksam zu werden: Die Tiere reagieren mit stark erhöhter Schwimmaktivität gegen eine weitere Annäherung an die Hell/Dunkelfeldgrenze.

Wird der Oberlichtbereich abgedunkelt (Abb.48), so besteht für keine der getesteten Arten die Möglichkeit, die Drift zu verhindern; die Tiere werden völlig unorientiert in das Auslaufbecken verfrachtet.

In der "Litoralsituation" (Abb.49-50) wird im stehenden Wasser das typische Uferfluchtverhalten beobachtet: Die Tiere sind in Richtung der Horizontalprojektion

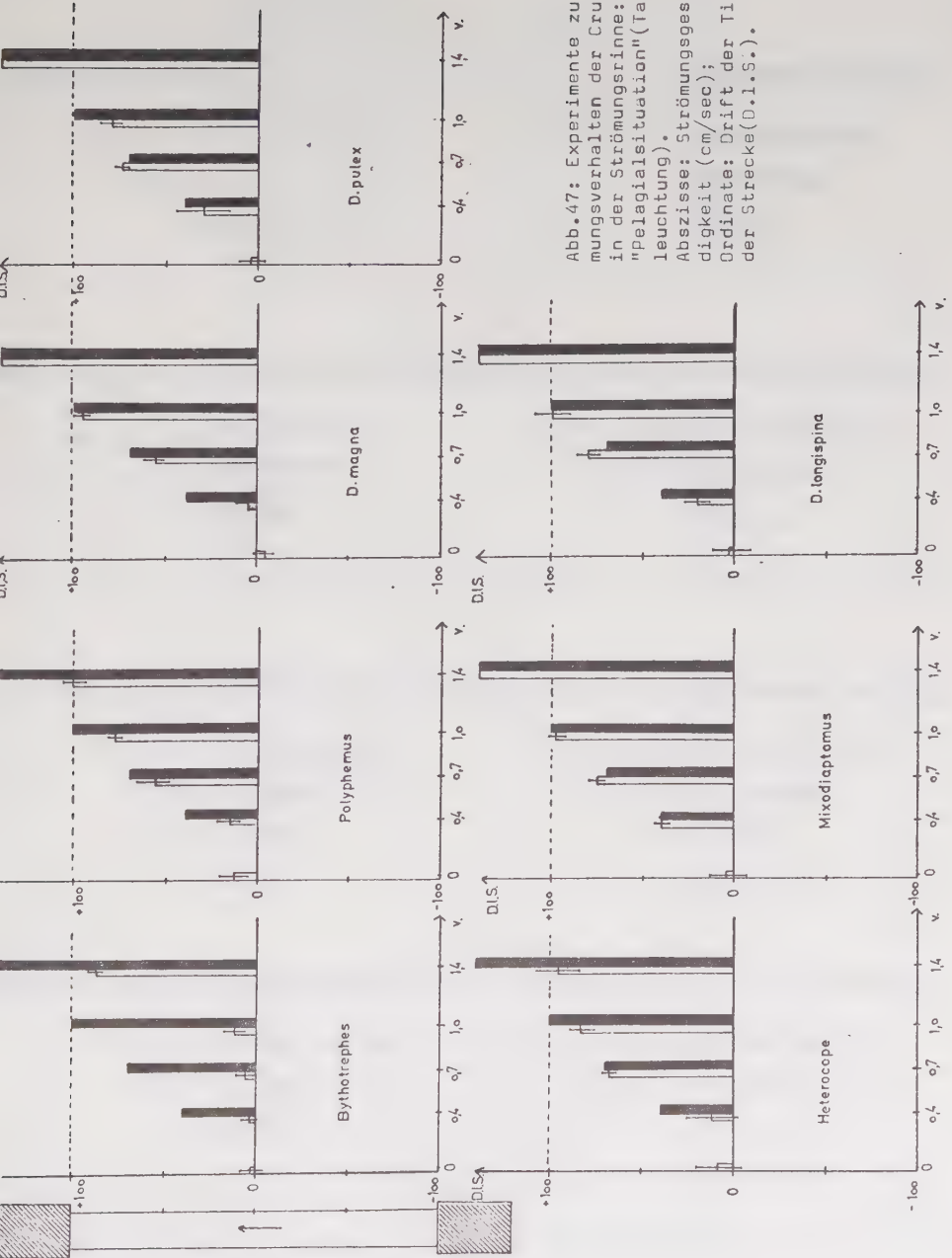


Abb. 47: Experimente zum Strömungsverhalten der Crustaceen in der Strömungsrinne: "Pelagialsituation" (Tagesbeleuchtung).
Abszisse: Strömungsgeschwindigkeit (cm/sec);
Ordinate: Drift der Tiere längs der Strecke (D.I.S.).

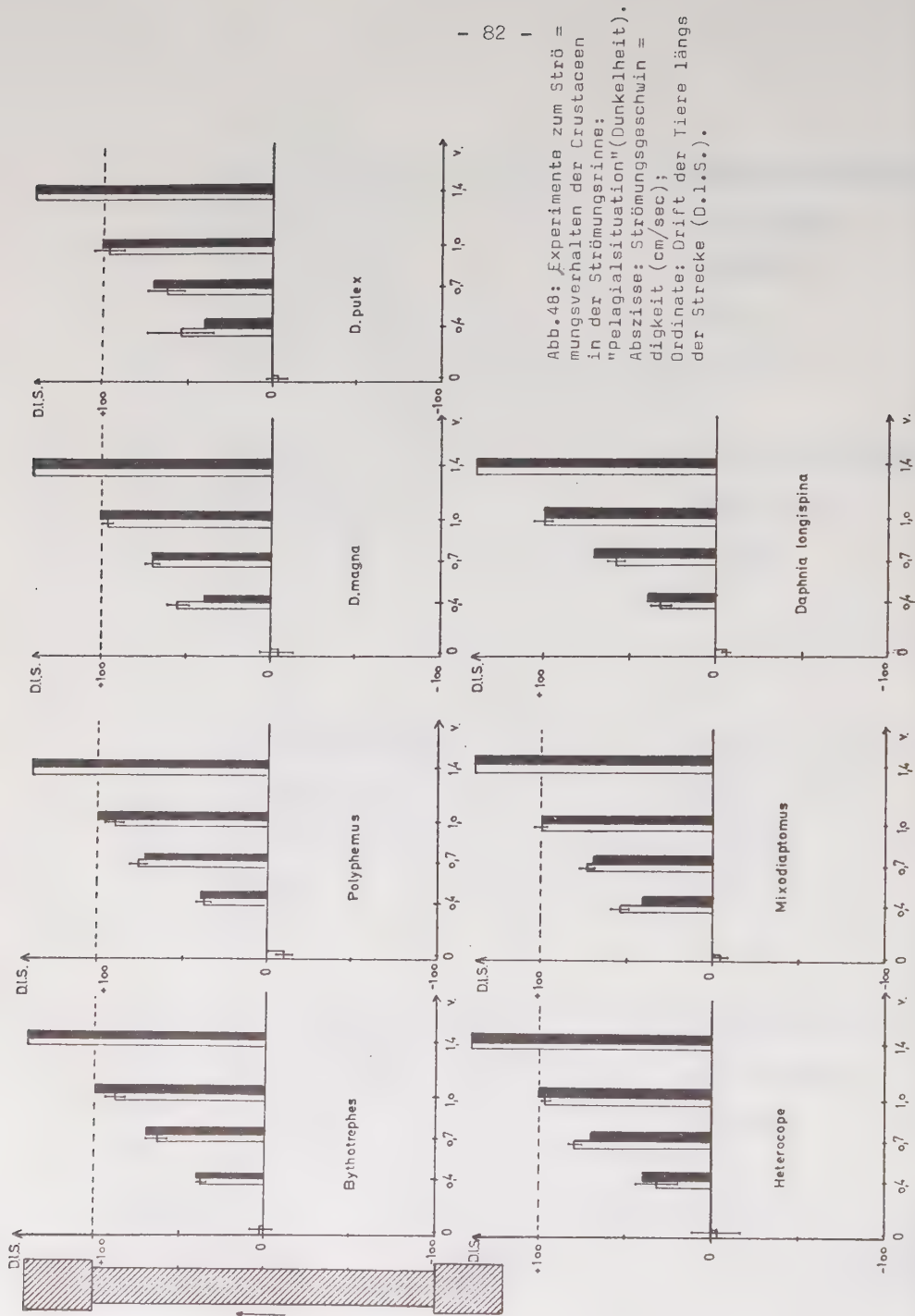


Abb. 48: Experimenta zum Strömungsverhalten der Crustaceen in der Strömungsrinne: "pelagialsituation" (Dunkelheit). Abszisse: Strömungsgeschwindigkeit (cm/sec); Ordinate: Drift der Tiere längs der Strecke (D.I.S.).

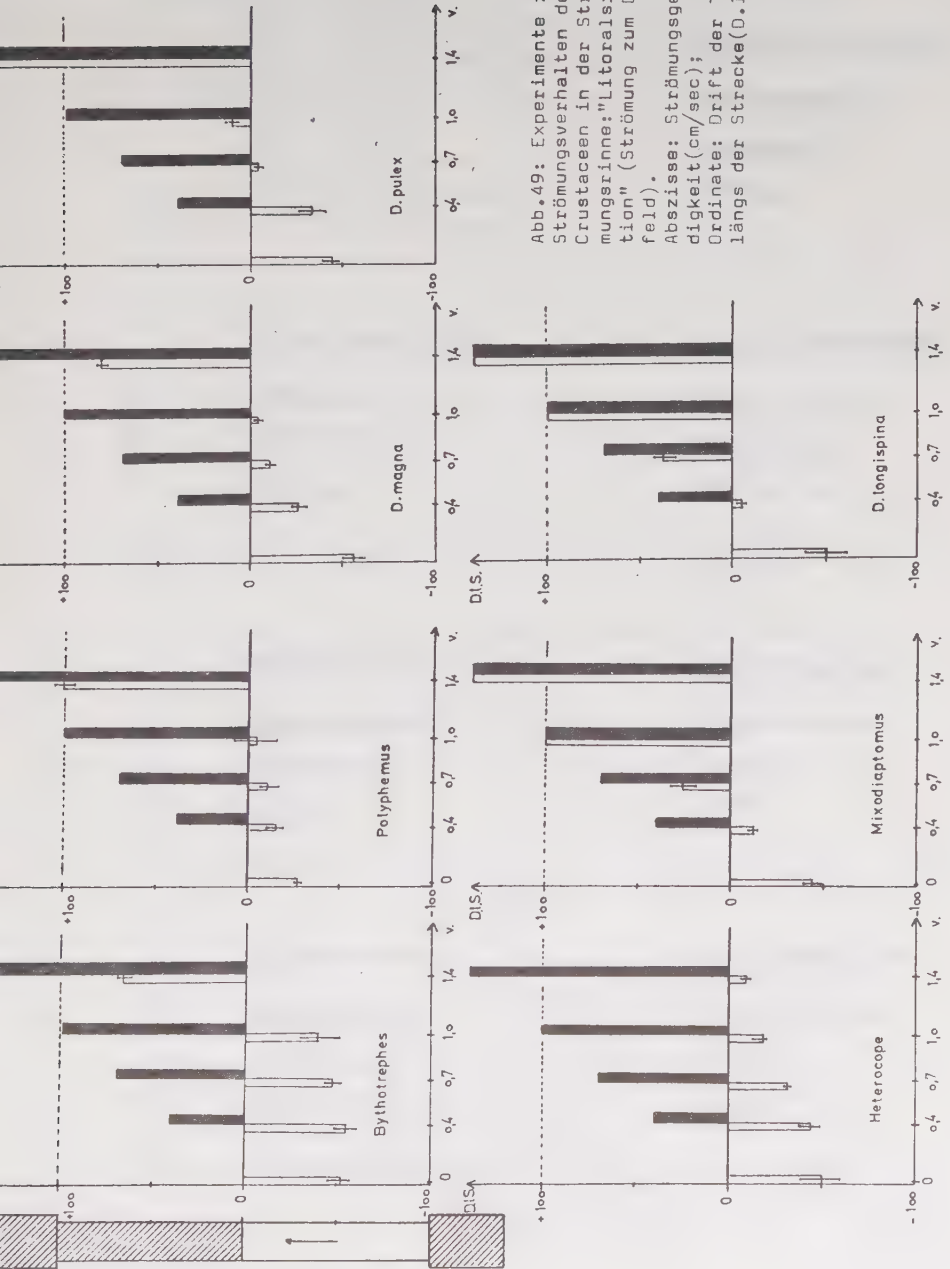


Abb. 49: Experimente zum Strömungsverhalten der Crustaceen in der Strömungsrinne: "Litoralsituation" (Strömung zum Dunkel = Feld).
Abszisse: Strömungsgeschwindigkeit (cm/sec);
Ordinate: Drift der Tiere längs der Strecke (D.I.S.).

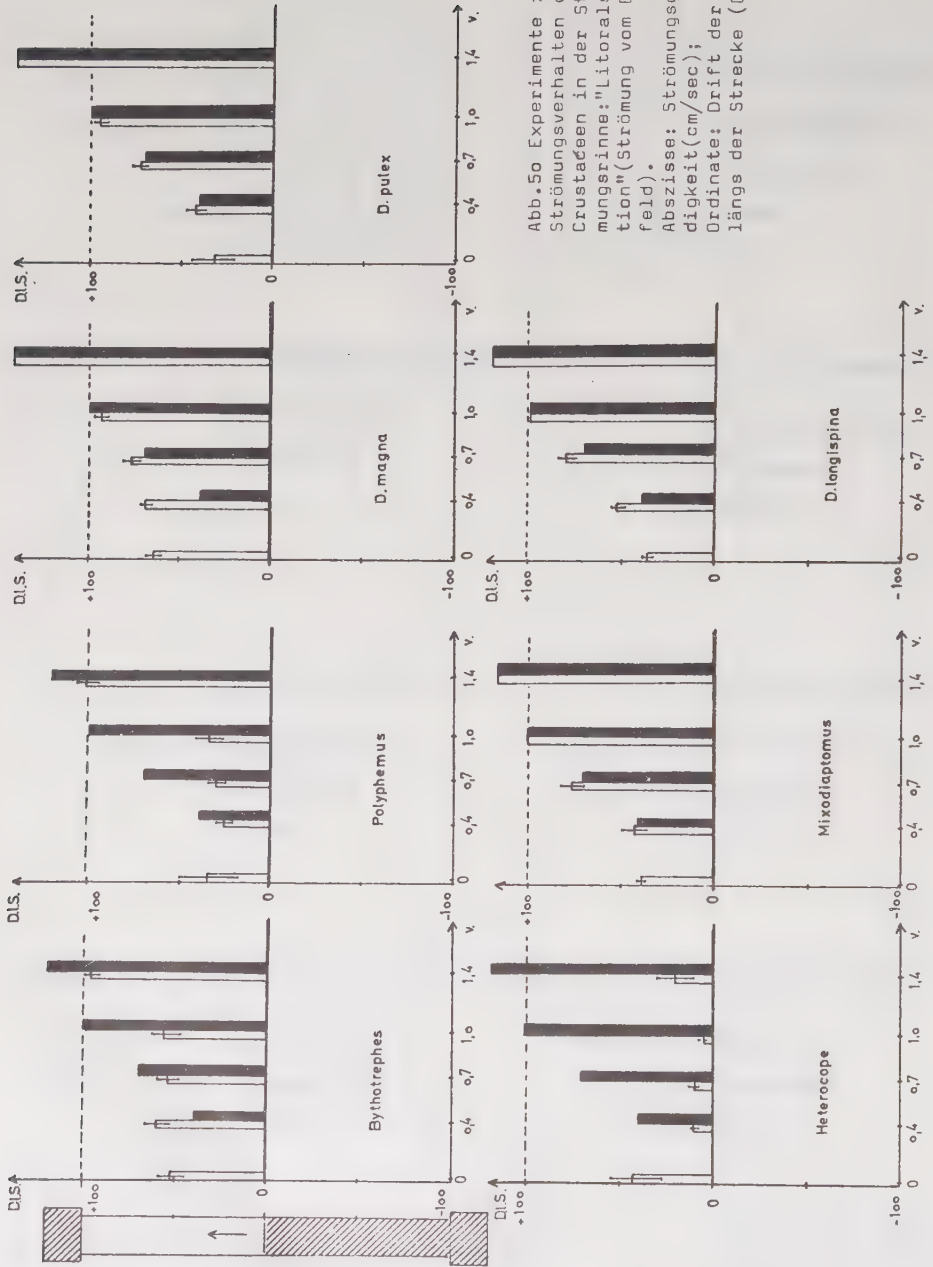


Abb. 50 Experimente zum Strömungsverhalten der Crustaceen in der Strömungsrinne; "Litoralsituation" (Strömung vom Dunkel = Feld).
 Abszisse: Strömungsgeschwindigkeit (cm/sec);
 Ordinate: Drift der Tiere längs der Strecke (D.l.S.).

des Hellfeldes orientiert und entfernen sich somit vom abgedunkelten Teil des Beckens, dessen Deckplatte wie eine dunkle Uferüberhöhung ("Dunkelfeld" innerhalb des doppelten Grenzwinkels) wirksam ist.

Bei einer zum "Dunkelfeld", gerichteten Wasserströmung wirkt diese dem Uferfluchtverhalten der Tiere entgegen. Nur bei geringen Strömungsgeschwindigkeiten gelingt es den Crustaceen, gegen die Strömung voranzuschwimmen. *BYTHOTREPES* (Abb. 49) und *HETEROCOPE* (Abb. 49) sind dazu auch bei höheren Geschwindigkeiten in der Lage. *DAPHNIA MAGNA* (Abb. 49), *D. PULEX* (Abb. 49) und *POLYPHEMUS* (Abb. 49) kompensieren die Strömung, während *D. LONGISPINA* (Abb. 49) und *MIXODIAPTOMUS* (Abb. 49) gegen die Strömung orientiert sind, aber trotz großer Schwimmaktivität verdriftet werden. *HETEROCOPE* ist nicht nur fähig, die getesteten Geschwindigkeiten zu überwinden, sondern entgeht, in gesondert durchgeführten Langzeitversuchen (> 2 Stunden), bei einer Strömungsgeschwindigkeit von $v = 1,2 \text{ cm/sec}$ einer Verdriftung. Die Tiere sammeln sich pulkartig vor der Hell/Dunkelfeldgrenze an. Ein besonderes Verhalten zeigt *MIXODIAPTOMUS*: Bei Strömungsgeschwindigkeiten $> ca. 0,5 \text{ cm/sec}$ (die von diesen Tieren bereits nicht mehr kompensiert werden) schwimmen sie, mit dem Vorderkörper gegen die Strömung orientiert, schräg nach unten und geraten so in den strömungsärmeren Bereich der Bodenzone, in dem sie von der Hell/Dunkelfeldgrenze weg, in hellere Abschnitte der Rinne schwimmen.

POLYPHEMUS (Abb. 49) und *BYTHOTREPES* (Abb. 49) zeigen wiederum ein abweichendes Verhalten. *BYTHOTREPES* schwimmt (mit Ausnahme bei $v = 1,4 \text{ cm/sec}$) gegen alle getesteten Strömungen voran. Die in der Beobachtungszeit zurückgelegten Schwimmstrecken sind gleich und von der Strömungsgeschwindigkeit unabhängig. *POLYPHEMUS*

dagegen kompensiert alle getesteten Strömungen, obwohl die in Vorversuchen bestimmten Grundgeschwindigkeiten (= Geschwindigkeiten gegen einen festen Bezugspunkt) der Tiere von etwa 0,9 cm/sec ebenso ein Vorausschwimmen bei den geringeren Geschwindigkeiten zulassen würden. Der gewählte Abstand zum Dunkelfeld ist unabhängig von der Strömungsgeschwindigkeit.

Kommt die Strömung dagegen aus Richtung Dunkelfeld (auch hier fallen Startlinie und Hell/Dunkelgrenze zusammen) - im Freiland würde dies einer Strömung aus Richtung Ufer entsprechen - so wird die Fortbewegung der Tiere durch die gleichgerichtete Strömung unterstützt. Bei den geringeren Strömungsgeschwindigkeiten überwiegt dabei die eigene Fortbewegung. *DAPHNIA PULEX* (Abb. 50), *DAPHNIA LONGISPINA* (Abb. 50), *DAPHNIA MAGNA* (Abb. 50) und *MIXODIAPTOMUS* (Abb. 50) schwimmen, von der Strömung unterstützt, in Richtung Ablaufbecken und z.T. in dieses hinein. Die drei anderen Arten zeigen ein davon grundsätzlich zu unterscheidendes Verhalten. Während sie bei stehendem Wasser das typische Uferfluchtverhalten zeigen - Orientierung des Kopfes in Richtung Hellfeld - sind sie jetzt in Richtung Dunkelfeld orientiert und kompensieren die Strömung. *HETEROCOPE* (Abb. 50) und *POLYPHEMUS* (Abb. 50) befinden sich dabei in unmittelbarer Nähe der Grenze von Hell- und Dunkelfeld, *BYTHOTREPHES* (Abb. 50) kompensiert die Strömung - wie schon bei den Versuchen auf Seite 80 und 85 geschildert - etwa in der Mitte zwischen den gegenüberliegenden Dunkelfeldern. Auf eine Verschiebung des Dunkelfeldes gegen bzw. mit der Strömung reagieren alle drei Arten gleich: Sie halten den Abstand zum Dunkelfeld ein.

Eine Strömung, etwa parallel zum Ufersaum läßt sich nachahmen, wenn einer der beiden Seitenkanäle in

seiner vollen Länge abgedunkelt wird. Unter diesen Bedingungen orientieren sich die Krebse erwartungsgemäß quer zur Strömungsrichtung. Ihre Schwimmbahn ist daher die Resultierende aus eigener Vorwärtsbewegung quer zur Strömungsrichtung und der seitlichen Versetzung durch die Strömung.

Faßt man die unter den verschiedenen Bedingungen "Pelagialsituation" und "Litoralsituation" mit Strömungen a) senkrecht und b) parallel zur Hell/Dunkelgrenze zusammen, so ergibt sich prinzipiell folgendes: Werden den Crustaceen in einem Strömungsfeld optische Marken geboten, so ist die Kompensation der Drift grundsätzlich möglich. Die Einstellrichtung ist in allen Fällen von der Lage des optischen Musters abhängig. Fällt die Symmetrieebene des Dunkelfeldes mit der Strömungsrichtung zusammen, so ist eine Kompensation vor allem dann möglich, wenn die Strömung aus der Richtung der Horizontalprojektion des Hellfeldes kommt. Mit Ausnahme von HETEROCOPE, POLYPHEMUS und BYTHOTREPHES, die zu einer Kompensation auch dann fähig sind, wenn das Wasser, vom Dunkelfeld kommend, in Richtung Hellfeld strömt, ist bei allen übrigen Arten die Strömungskompensation in diesem Fall stark beeinträchtigt. Diese Tatsache stimmt mit den Befunden von SIEBECK und FARWICK (1971) überein.

IV.2. Versuche zur Bedeutung des Beleuchtungsmusters für den Ort der Strömungskompensation.

Die im vorhergehenden Abschnitt beschriebenen Beobachtungen zeigen, daß eine Verhinderung der Drift von der Gegenwart geeigneter optischer Marken abhängig ist. Entweder sind die Tiere in der Lage, sich unmittelbar unter der Hell/Dunkelfeldgrenze zu "halten" oder sie werden verdriftet: Pro Zeiteinheit umso weiter, je größer die Strömungsgeschwindigkeit ist. Abweichend

verhalten sich POLYPHEMUS und BYTHOTREPHESES. Ihr Abstand von der Hell/Dunkelgrenze ist unabhängig von der Strömungsgeschwindigkeit: POLYPHEMUS kompensiert in geringer, BYTHOTREPHESES in relativ großer Entfernung.

Wie sind diese Unterschiede zu interpretieren? Den zur Behandlung dieser Frage durchgeführten Experimenten seien zunächst einige allgemeine Bemerkungen vorausgeschickt. Die Konstruktion des Strahlenverlaufs von einem beliebigen Punkt unter Wasser in Richtung Wasseroberfläche zeigt, daß an der Wasseroberfläche ein hell erleuchtetes, "kreisrundes Fenster" entsteht, das durch die Grenzstrahlen des doppelten Grenzwinkels ($2 \times 48,6^\circ$) begrenzt wird. In hinreichender Entfernung vom Ufer eines Sees hat die Horizontüberhöhung (= alle Objekte, die sich über den Wasserspiegel erheben) keinen Einfluß auf das Helligkeitsmuster innerhalb des kritischen Winkels. Bei gleichmäßiger Bewölkung sind diese im wesentlichen gleich. Mit zunehmender Annäherung an das Ufer kommt aufgrund der niedrigen Intensität der von der Horizontüberhöhung ausgehenden Reflexionsstrahlung innerhalb des Grenzwinkelbereichs uferwärts eine Zone niedriger Helligkeitswerte (=Dunkelfeld) zustande, die mit weiterer Annäherung an das Ufer immer größer wird. Ähnliches gilt für die Strömungsrinne. Durch die weitgehend homogene Helligkeitsverteilung über der Rinne sind die Helligkeitswerte bei der "Belagialsituation" im Bereich der Startlinie, innerhalb des doppelten Grenzwinkels, im wesentlichen gleich. Die Hell/Dunkelgrenze fällt mit dem Anfang bzw. Ende der Strömungsrinne (Ablauf- bzw. Einlaufbecken; vgl. Abb. 46) zusammen. An beiden Orten beträgt der Anteil des Dunkelfeldes 50 % der Fläche, die vom kritischen Winkel in allen Himmelsrichtungen auf der Wasseroberfläche begrenzt wird. In Abbildung 54 ist der zunehmende Flächenanteil des Dunkelfeldes mit zunehmender Entfernung von der Startlinie für drei verschiedene Tiefen dargestellt.

Zur Nachahmung der "L i t o r a l s i t u a t i o n" wurde die Abdeckung bis zur Mitte der Strömungsrinne vorgezogen. Die Grenze zwischen Hell- und Dunkelfeld befindet sich nun in der Mitte der Beobachtungs = strecke. Der Dunkel- bzw. (der komplementäre) Hell = feldanteil für verschiedene Entfernungen und drei verschiedene Wassertiefen ist in Abbildung 54 (oben) dargestellt.

Nach dieser Beschreibung läßt sich das Beleuchtungs = muster - charakterisiert durch die Flächenanteile von Hell- und Dunkelfeld - für jeden der gefundenen Kompensationsorte bestimmen. Die Versuche wurden im Prin = zip ebenso durchgeführt, wie die auf Seite 78-79 be = schriebenen. Da die Tiere in Gegenwart geeigneter opti = scher Marken während der Drift immer wieder, wenn auch nur ganz kurzfristig versuchen, sich gegen die Strömung zu halten, indem sie sich gegen die Strömung orien = tieren, einen bis zwei "Sprünge" ausführen, dann aber weiter abgetrieben werden, mußte ein besonderes Kri = terium für den Kompensationsfall festgelegt werden. Er war erfüllt, wenn die Tiere für mindestens 5 Sekun = den in der Lage waren, die Strömung zu kompensieren. Der betreffende Ort wird als Kompensationsort be = zeichnet. Während der Beobachtung durch den Boden des Experimentierkanals wurden diese Orte mit einem Filzschreiber direkt auf die Bodenplatte oder eine darunter geklebte Klarsichtfolie markiert. Dieses Ver = fahren erwies sich nach einigen Vorversuchen als durchaus geeignet. Führt man die Versuche lange genug durch, so findet man nach einiger Zeit im Bereich die = ser Markierungen kleinere oder größere Anhäufungen von Tieren, die sich dort bevorzugt gegen die Strö = mung halten.

Die Ergebnisse sind in den Abbildungen 51 - 53 zusammen = gestellt. Aufgrund der verschiedenen Kompensationsorte

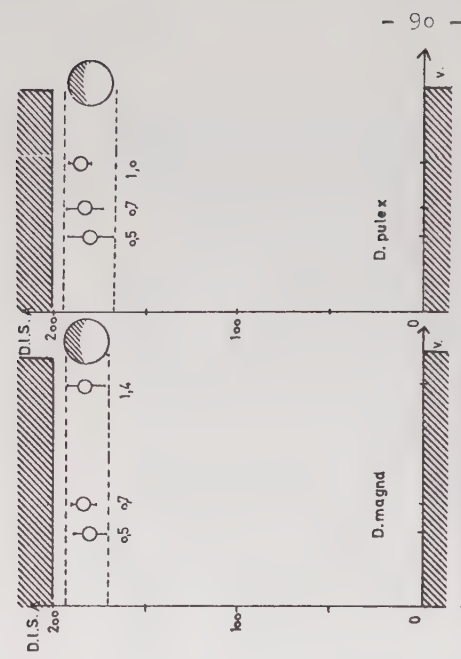
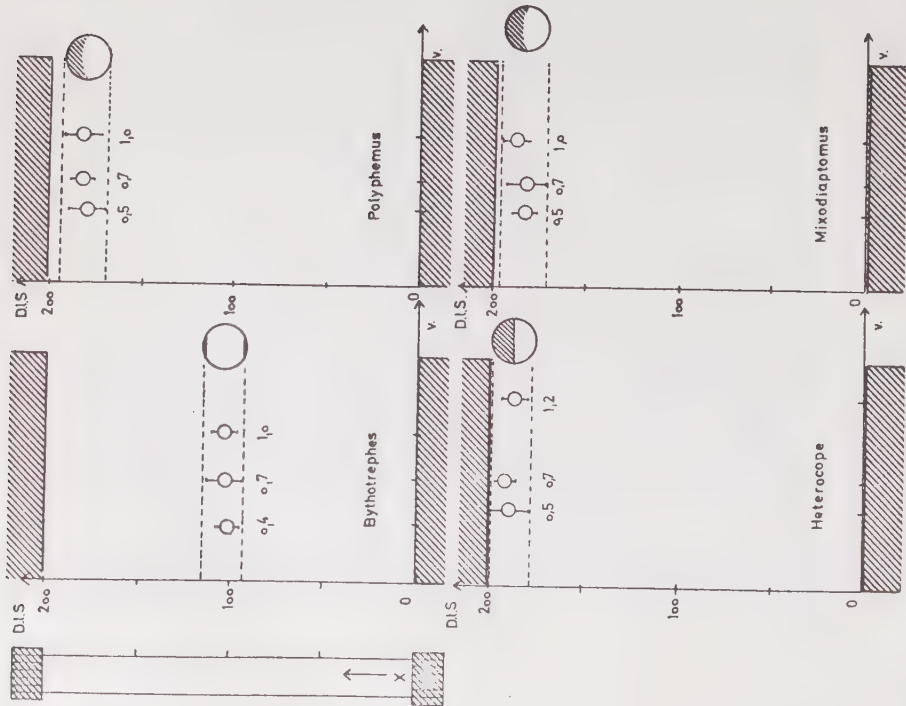


Abb. 51: Versuche zur Bedeutung des Beleuchtungsmodells für den Ort der Strömungskompensation, "Pelagial" = situation".
 Abszisse: Strömungsgeschwindigkeit (cm/sec);
 Ordinate: Drift längs der Strecke (D.I.S.).
 In der Kreisfläche wird der jeweilige Hell- und Dunkelteil innerhalb des Überlichtbereichs am Kompensationsort angegeben.

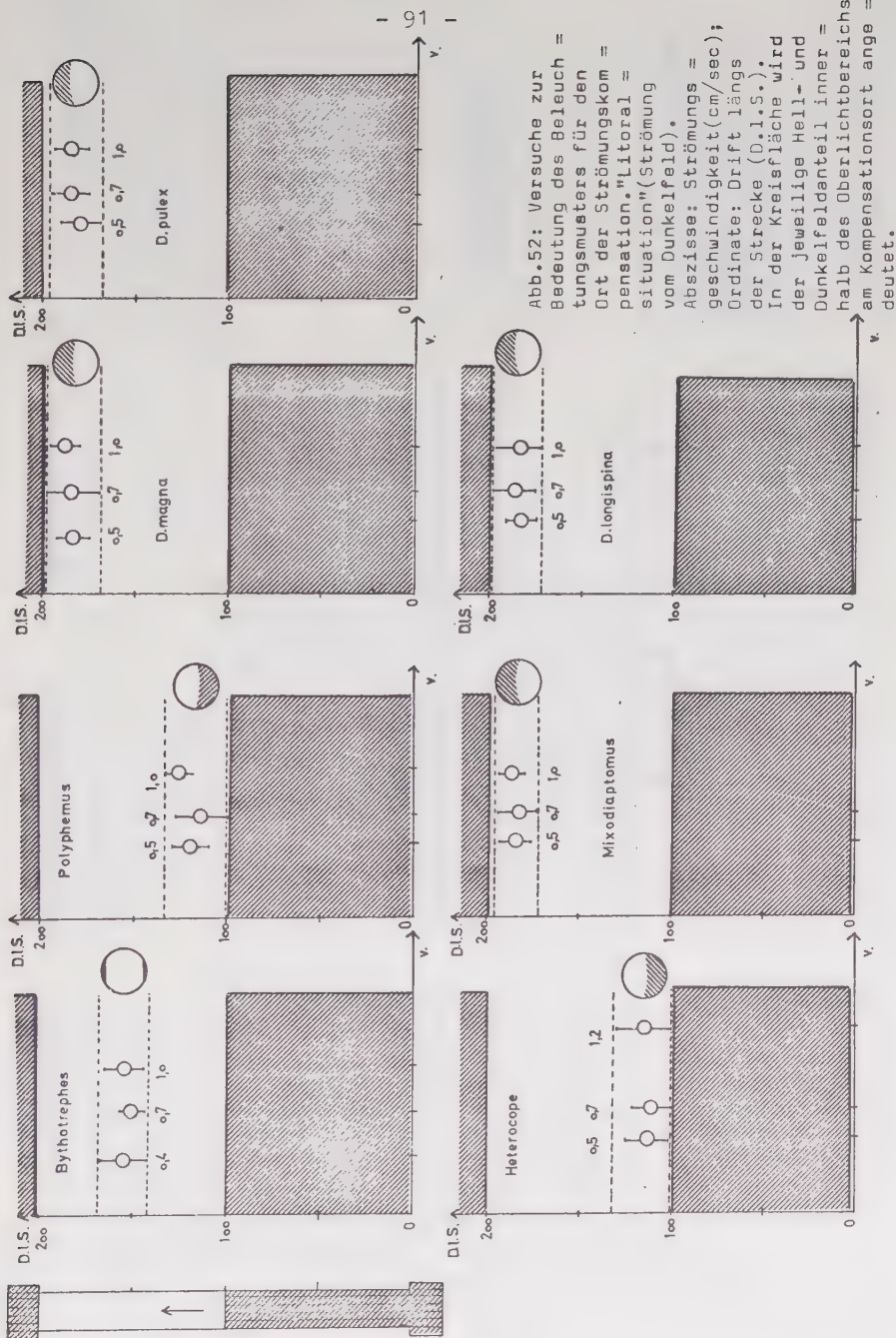


Abb. 52: Versuche zur Bedeutung des Beleuchtungsmodells für den Ort der Strömungskompensation. "Litoral" = situation (Strömung vom Dunkelkefeld). Abszisse: Strömungsgeschwindigkeit (cm/sec); Ordinate: Drift längs der Strecke (D.I.S.). In der Kreisfläche wird der jeweilige Heli- und Dunkelkefeldteil innerhalb des Oberlichtbereichs am Kompensationsort angegeben.

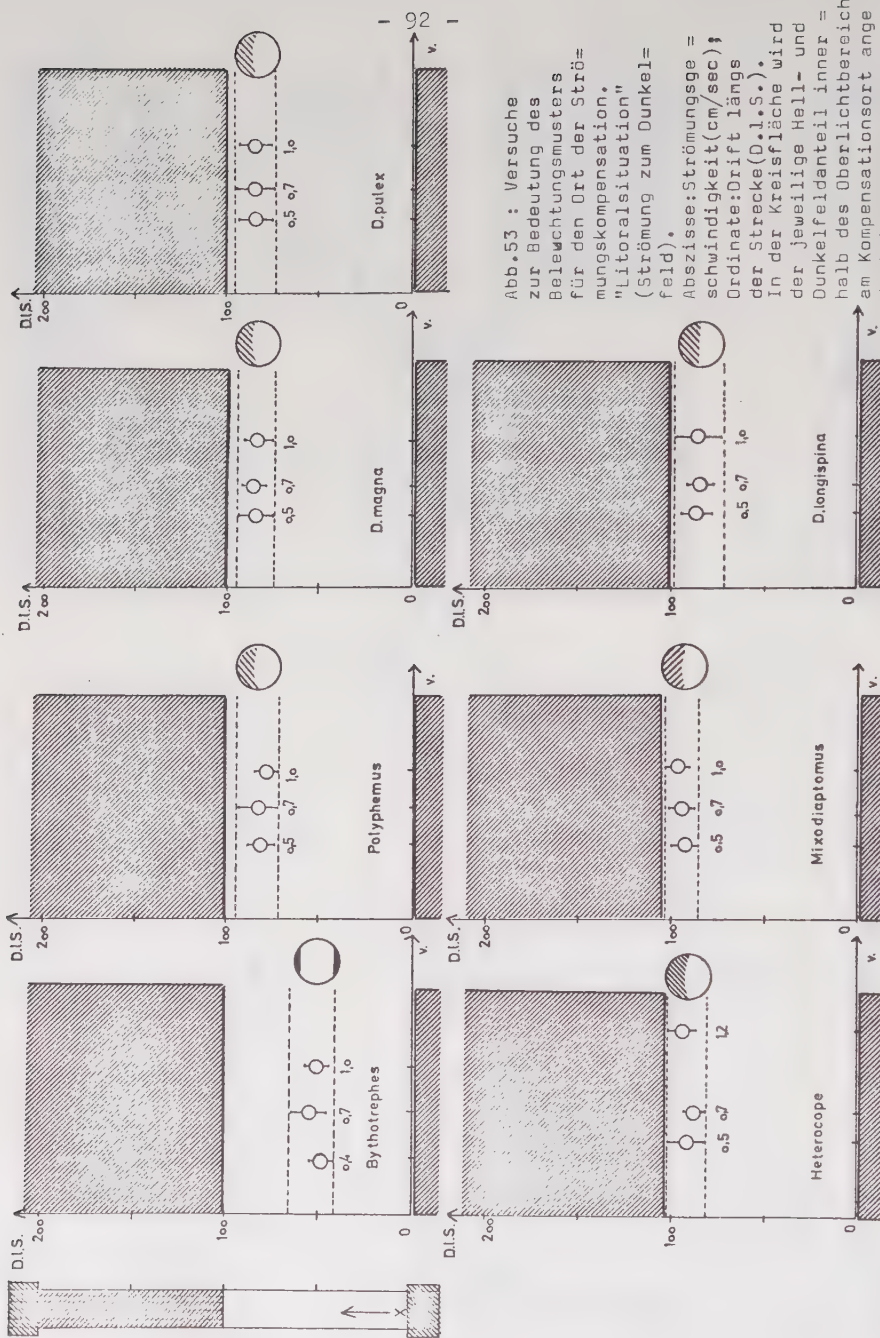


Abb. 53 : Versuche zur Bedeutung des Beleuchtungsmusters für den Ort der Strömungskompensation, "litoralsituation" (Strömung zum Dunkel=feld).

Abszisse: Strömungsge-
schwindigkeit (cm/sec);
Ordinate: Drift längs
der Strecke (D.l.S.).
In der Kreisfläche wird
der jeweilige Hell- und
Dunkelfeldanteil inner =
halb des Oberlichtbereichs
am Kompensationsort ange-
deutet.

ergeben sich zwei grundsätzliche Verhaltensunterschiede. Zur ersten Gruppe gehören Tiere, welche die Strömung in der Nähe der Hell/Dunkelgrenze kompensieren. Bewegt sich die Strömung zum Dunkelfeld, so stellen sich folgende Vertreter in Richtung der Horizontalprojektion des Hellfeldes gegen die Strömung ein: HETEROCOPE (Abb.53), MIXODIAPTOMUS (Abb.53), POLYPHEMUS (Abb.53), DAPHNIA MAGNA (Abb.53), D.PULEX (Abb.53) und D.LONGISPINA (Abb.52).

Bewegt sich die Strömung zum Hellfeld (Abb.52), so fällt die eben beschriebene Fortbewegungsweise mit der Drift zusammen; man beobachtet keine Kompensation und nur vereinzelt Kompensationsversuche. Es gibt je doch zwei Ausnahmen: HETEROCOPE (Abb.52) und POLYPHEMUS (Abb.52). Diese beiden Vertreter sind in der Lage, die Strömung zu kompensieren, unabhängig davon, ob das Wasser aus der Richtung des Hellfeldes oder des Dunkelfeldes strömt. In beiden Fällen erfolgt die Einstellung in der Höhe der Hell/Dunkelgrenze d.h. in einem Bereich, in welchem das Oberlichtmuster annähernd flächengleich in ein Hell- und Dunkelfeld aufteilbar ist. Tiere, die aus diesem Bereich geraten - aktiv, oder durch vorübergehendes Einstellen der Schwimmaktivität - schwimmen in der Regel nach kurzer Zeit in diesen zurück.

Die 2. Gruppe wird allein von BYTHOTREPHES charakterisiert. Wie schon auf Seite 80-86 erwähnt, kompensiert dieser Krebs im mittleren Abschnitt der Versuchsstrecke. Nur genau in der Mitte der Versuchsstrecke ist der (sehr geringe!) Dunkelfeldanteil in den beiden gegenüberliegenden Richtungen gleich groß. Das Oberlichtmuster ist in diesem Fall nahezu homogen. Die Bevorzugung einer bestimmten Himmelsrichtung nach optischen Kriterien ist somit nicht möglich. Wenn BYTHOTREPHES in der Lage ist, sich in einem mittleren Bereich der

Strömungsrinne gegen die Strömung zu halten, so sollte dies eigentlich nur dort möglich sein, wo der Unterschied zwischen den beiden gegenüberliegenden Dunkelfeldern hinreichend groß geworden ist. Aus der Berechnung der anteiligen Hell- und Dunkelfeldflächen im Oberlichtbereich (aus der die Abb. 54 hervorgeht) ergibt sich, daß sich die beiden gegenüberliegenden, im Oberlichtbereich wirksamen Dunkelfeldflächen, innerhalb des Streubereichs der Orte der Kompensation (vgl. Abb. 52-53, punktierte Linien) durch den Faktor $2 - 2 \frac{1}{2}$ unterscheiden. Solange es keine zwingenden Gründe gibt, eine andere, zusätzliche optische Orientierungsmöglichkeit in Betracht zu ziehen, muß man wohl annehmen, daß BYTHOTREPHEs aufgrund des gezeigten Verhaltens diesen Unterschied wahrzunehmen in der Lage ist, sich in Richtung des kleineren Dunkelfeldes orientiert und so fähig ist, die Strömung zu kompensieren. An dieser Stelle sei vermerkt, daß das Komplexauge von BYTHOTREPHEs (evtl. mit Ausnahme von POLYPHEMUS) von allen hier getesteten Crustaceen die meisten Ommatidien besitzt. Das ist zumindest ein Hinweis darauf, daß es unter diesen über das beste räumliche Auflösungsvermögen verfügt.

Es ist denkbar, daß sich die beiden von mir unterschiedenen Verhaltensgruppen durch verfeinerte Methoden noch weiter aufteilen lassen. So besteht zumindest der Verdacht, daß sich die Cladoceren in einem etwas größeren Abstand vom Dunkelfeld einstellen als die beiden Vertreter der Copepoden. Ich möchte mich auf folgende Tatsache beschränken: In Gegenwart eines Dunkelfeldes in geeigneter Position sind alle getesteten Crustaceen in der Lage, eine Drift zu kompensieren. Sie stellen sich dabei in unterschiedlicher Entfernung zur Hell/Dunkelgrenze ein. Zwei Gruppen lassen sich bisher sicher unterscheiden. Tiere der ersten Gruppe stellen sich dort ein, wo der Dunkelfeldanteil relativ groß ist (10 - 35 % des Flächenanteils im Oberlichtbereich);

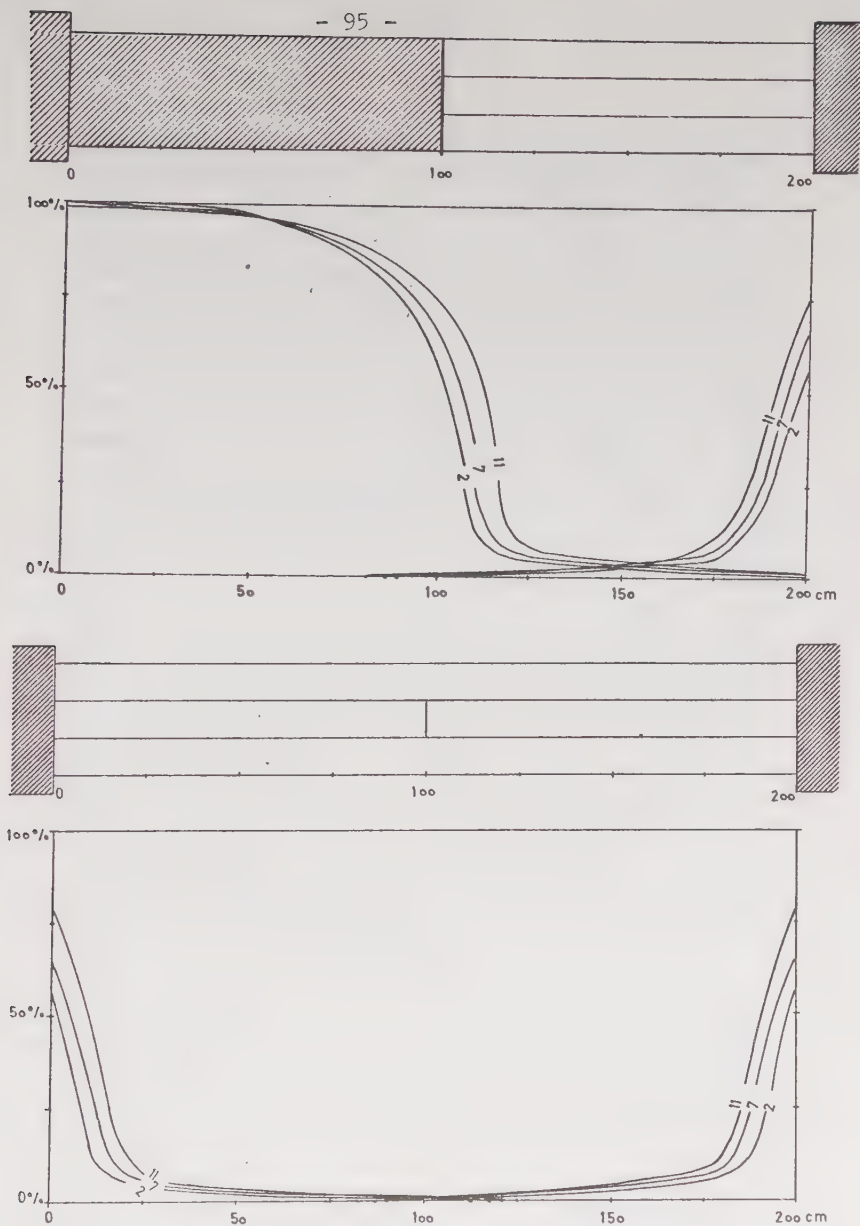


Abb.54: Anteilmäßige Größe des Dunkelfeldes in Prozent = werten innerhalb des Oberlichtbereichs an verschiedenen Positionen der Strömungsrinne und drei verschiedenen Tiefen (2 cm, 7 cm, 11 cm unter der Wasseroberfläche) in Abhängigkeit vom getesteten Helligkeitsmuster. Oben: "Litoralsituation" (Strömung vom Dunkelfeld) und unten: "Pelagialsituation".

Tiere der zweiten Gruppe dort, wo der Dunkelfeldan =
teil relativ klein ist (2 - 4 % des Flächenanteils
im Oberlichtbereich).

Unter Berücksichtigung des Augentyps bedeutet dies,
daß sich die Crustaceen mit Komplexaugen (Ausnahme:
POLYPHEMUS, als Bewohner des Grenzbereichs zwischen
Litoral und Pelagial) in einem größeren Abstand von
der Hell/Dunkelgrenze einstellen als die Crustaceen,
die nur ein Naupliusauge besitzen. Mit anderen Worten:
Für Crustaceen mit Komplexaugen muß der Dunkelfeldan =
teil innerhalb des Oberlichtbereichs am Ort der
Kompensation nicht ebenso groß sein, wie bei den Krieb =
sen mit Naupliusaugen.

V. DISKUSSION.

Obgleich die Binnenseen in der Regel als stehende Gewässer den Fließgewässern gegenübergestellt werden, kann von einer "stehenden Wassermasse" in einem See nicht die Rede sein. Stattdessen trifft man mehr oder weniger komplizierte Strömungsverhältnisse an, die durch Zu- und Abfluß, direkte und indirekte Windeinwirkung, lokale Druckunterschiede (z.B. örtliche Luftdruckunterschiede oder unterschiedliche Niederschlagsmengen usw.) entstehen und unter dem Einfluß der Topographie des Seebeckens dieses oder jenes charakteristische Bild ergeben (WASMUND, 1927/28; RAGOTZKIE & BRYSON, 1953; BROOK & WOODWARD, 1956; EINSELE, 1960). Es ist nicht nötig, hierauf im Einzelnen einzugehen. Festgehalten sei jedoch, daß das Wasser in ständiger Bewegung ist. Die dabei erreichten Strömungsgeschwindigkeiten variieren örtlich und zeitlich. Sie sind zumindest über weite Zeitabschnitte hinweg größer als die maximal erreichbaren Eigengeschwindigkeiten der in unseren Seen vorkommenden pelagischen Crustaceen. Daraus folgt, daß die Tiere von den Strömungen verfrachtet werden, selbst dann, wenn sie die Strömung auf irgendeine Weise wahrnehmen und gegen sie schwimmen würden. Diese Vorstellung steht nicht im Widerspruch mit der Tatsache, daß die Pelagialcrustaceen ausgedehnte tagesperiodische Vertikalwanderungen unternehmen, denn die besprochenen Strömungen sind in erster Linie Horizontalströmungen. Vertikalströmungen sind zwar nicht weniger häufig, aber sie bleiben in der Regel weit hinter der Geschwindigkeit der Horizontalströmungen zurück (RAGOTZKIE & BRYSON, 1953).

Ohne in diesem Zusammenhang auf die biologische Bedeutung der tagesperiodischen Vertikalwanderung einzugehen, sei hier lediglich unterstellt, daß der beispielsweise am Morgen abwärtswandernde Krebs ein "Interesse"

haben muß, in die Tiefe zu gelangen. Wird er von einer Aufwärtsströmung erfaßt, so wird er dies zweifellos durch die zunehmende Helligkeit registrieren und mit gleicher oder noch größerer Anstrengung in Richtung größerer Wassertiefe schwimmen. Über die Richtung einer vertikalen Drift würde der Krebs somit durch zunehmende bzw. abnehmende Lichtintensität informiert werden. Bei einer horizontalen Strömung fällt diese Informationsquelle weg. Es gibt auch keine anderen optischen Bezugspunkte, die ihn über seine Drift informieren könnten - jedenfalls nicht in seinem Habitat, mehr oder weniger fern vom Ufer, im Pelagialbereich. Er würde somit auch dann verdriftet werden, wenn er aufgrund der erreichbaren Eigengeschwindigkeit durch = aus in der Lage wäre, die Drift zu kompensieren oder sogar gegen sie voranzuschwimmen. Man kann sich die Frage stellen, ob diese Situation für das Leben der Tiere in irgendeiner Weise nachteilig ist. Wenn man aber davon ausgeht, daß die Eigenbeweglichkeit der Plankter relativ gering, die von ihnen bewohnten Wassermassen aber sehr groß, und die Nahrung der Krebse dazu ungleichmäßig verteilt ist, so kann es eigentlich nur von Vorteil sein, wenn im Verein mit einer vertikalen Wanderung eine Horizontal drift vorkommt (vgl. SIEBECK, 1974); denn nur beide zusammen ermöglichen das Auffinden weit voneinander entfernter Seeareale.

Neben einer optischen Kontrolle der Drift, die nach dem Vorangegangenen im Pelagial nicht möglich ist, besteht grundsätzlich die Möglichkeit einer Kontrolle durch Mechanorezeptoren, über deren Existenz allerdings derzeit nichts Gesichertes bekannt ist. Wie SCHRÖDER (1967) bereits ausgeführt hat, ist eine Mechanoperzeption nur dann in Betracht zu ziehen, wenn die Strömungen positiv oder negativ beschleunigt sind. Bei gleichbleibender Geschwindigkeit werden Tier und um =

gebendes Wasser gleich schnell bewegt. Eine Relativbewegung zwischen beiden fällt somit aus und damit auch die Voraussetzung für eine mechanische Wahrnehmung. Es ist aber damit zu rechnen, daß die Strömungen in der Freiwasserzone in der Regel beschleunigt sind. SCHRÖDER (1967) bot bei seinen Versuchen jedoch Werte, die in den wenigsten Seen erreicht werden dürfen, wohl aber in unmittelbarer Ausflußnähe. Hier, in der Nähe des Ufers sind somit zwei Voraussetzungen für eine Strömungswahrnehmung erfüllt: Es gibt am Ufer optische Marken d.h. feste Bezugspunkte, die zur Kontrolle der eigenen - passiven oder aktiven - Fortbewegung prinzipiell geeignet sind und Beschleunigungen, die nach SCHRÖDER zumindest von CYCLOPS ABYSSORUM wahrgenommen werden können. Angesichts dieser immerhin denkbaren mechanischen Kontrolle der Strömung gewinnen die Aussagen von WOLTERECK (1908) Bedeutung, denn hier heißt es (vgl. Seite 1 dieser Ausführungen), daß die Pelagialcrustaceen an Zahl abnehmen, wo die "ansaugende Wirkung" des Abflusses deutlich wird.

Es sei vorweggenommen, daß meine eigenen Untersuchungen eine Mechanoperzeption der Strömung nicht widerlegt haben. Sie haben jedoch gezeigt, daß dieser Art von Strömungswahrnehmung - falls sie den von mir getesteten Krebsen überhaupt möglich ist - für die Verzögerung oder Verhinderung der Drift in den Ausfluß keine wesentliche Bedeutung zuzusprechen ist. Das liegt vor allem daran, daß die nach SCHRÖDER (1967) wirksamen Beschleunigungen erstmals so nah am Ausfluß entstehen (im BANSEE zwischen den Punkten A_1 und A_0 (vgl. Abb. 6), also innerhalb des Abflusses selbst), daß bei den dort herrschenden Strömungsgeschwindigkeiten (im BANSEE-Ausfluß zwischen 3,0 - 8,0 cm/sec) keine Chance besteht, die Strömung zu kompensieren oder gar gegen sie voranzuschwimmen.

Von wesentlicher Bedeutung für die Strömungskompensation ist jedoch nach meinen Ergebnissen die Gegenwart eines Helligkeitsmusters. Fällt dieses Muster fort - z.B. unter einer schneebedeckten Eisschicht oder in der von mir gebotenen experimentellen Anordnung "Pelagialsituation" (vgl. Seite 80) - so sind die Tiere auch bei Helligkeit nicht in der Lage, Strömungen zu kompensieren. Das immerhin in Betracht zu ziehende Argument, eine Driftkompensation sei in der Nacht mangels geeigneter Schwimmaktivität nicht möglich, wohl aber bei Helligkeit, ist damit ausgeräumt.

Bei einer optisch gesteuerten Driftkompensation ist man geneigt, das Verhalten der Fische im strömenden Wasser (ohne Bodenkontakt) in Betracht zu ziehen. In diesem Fall erfolgt die Kontrolle der Drift durch die entsprechende Verschiebung des Retinabildes bzw. seine Beibehaltung durch eine adäquate, die Drift gerade kompensierende und damit das Retinabild stabilisierende Fortbewegung. Meine Befunde sind damit in keiner Weise vergleichbar. Eine optische Kontrolle der Drift ist nur in Gegenwart "geeigneter" optischer Helligkeitsmuster möglich. Für den Fisch ist es ohne Belang, ob er die Drift durch Betrachtung von Gegenständen kontrolliert, die sich seitlich neben ihm, über ihm oder unter ihm befinden. Alle getesteten Crustaceen sind aber nur dann in der Lage, die Drift zu kompensieren, wenn das Helligkeitsmuster im Oberlichtbereich in ein Hell- und Dunkelfeld aufteilbar ist. Aber das genügt noch nicht. Wesentlich ist die Lage beider Felder in bezug auf die Strömungsrichtung: Nur wenn die Symmetrieebene durch das Helligkeitsmuster mit der Strömungsrichtung zusammenfällt, stellen sich die Tiere mit ihrer Körperlängsachse parallel zur Strömungsrichtung ein und gegen die Strömung in der Regel nur dann, wenn sich das Wasser aus der Richtung der Projektion des Hellfeldes in Richtung der Projektion des Dunkelfeldes bewegt. Diese Ein-

stellung erfolgt aber auch in stehendem Wasser! Das heißt: Sie entspricht dem typischen Uferfluchtverhalten (vgl. SIEBECK, 1968). Auslöser der Schwimmbewegung, die schließlich zur Strömungskompensation führen kann, ist somit nicht die Strömung, sondern die typische Helligkeitsverteilung. Es läßt sich daher klar her = vorheben, daß die Verhinderung der Drift in Ausfluß = nähe durch das Uferfluchtverhalten möglich ist. Hier ist die Horizontüberhöhung, die in Richtung des See = abflusses, innerhalb des Oberlichtbereichs, ein Dunkel = feld verursacht. Das Hellfeld ist in Richtung See orien = tiert. Die typische, im Verlauf der Uferflucht gewählte Wanderrichtung ist somit der Strömung mehr oder weniger genau entgegengesetzt.

Die Rolle der Horizontüberhöhung, im besonderen die Be = deutung ihrer Lage im Bezug auf die Strömungsrichtung ließ sich im Laborexperiment klar herausstellen: Wurde eine Strömungsrichtung gewählt, die parallel zur Hell/ Dunkelgrenze des Oberlichtmusters verlief, so waren die Krebse nicht in der Lage, die Strömung zu kompensieren. Das unter diesen Bedingungen ausgelöste Uferfluchtver = halten führte zu einer Wanderrichtung, die quer zur Strömungsrichtung verlief. Unter diesen Umständen war eine Drift nicht zu verhindern.

Die im Labor durchgeführten Experimente haben gezeigt, daß sich die getesteten Vertreter der Planktoncrustaceen während der Kompensation der Strömung in z.T. ver = schiedenem Abstand von der gebotenen Hell/Dunkelgrenze des Helligkeitsmusters im Oberlichtbereich einstellen. BYTHOTREPHEs wählt den größten Abstand, MIXODIAPTOMUS und HETEROCOPE den kleinsten. Vergleicht man die Hellig = keitsverteilung im Oberlichtbereich an den beiden Orten, so ergibt sich ein wesentlicher Unterschied: Der Anteil des von der Horizontüberhöhung im Oberlichtbereich ver = ursachten Dunkelfeldes ist an der "Copepoden-Position" erheblich größer als an der "BYTHOTREPHEs-Position".

Zur Interpretation dieses Befundes sei folgendes vor =
ausgeschickt. Das Uferfluchtverhalten ist eine Wanderung,
die in horizontaler Richtung vom Ufer zum Pelagial
erfolgt (SIEBECK, 1968). Diese Wanderrichtung wird mit
Sicherheit nicht aufgrund einer Nahorientierung
(vgl. LINDAUER, 1963) gewählt, d.h. die für die Wander =
richtung wesentlichen optischen Informationen stammen
nicht aus der Richtung des Wanderziels. Wie die Experi =
mente von SIEBECK (1968) gezeigt haben, erfolgt die
Horizontalisierung der Körperlängsachse unter der nor =
malerweise im Freiland anzutreffenden Helligkeits =
verteilung, durch das Helligkeitsmuster im Oberlicht =
bereich. Nehmen wir als Beispiel den bisher am besten
untersuchten Copepoden *MIXODIAPTOMUS LACINIATUS*.
Dieser Krebs zeigt bei homogener Helligkeitsvertei =
lung im Oberlichtbereich eine von der Vertikalen nur
wenig abweichende ($\sim 39^\circ$; vgl. SPAHMANN, 1973, unpubl.)
Orientierung der Körperlängsachse. In Gegenwart eines
Dunkelfeldes im Oberlichtbereich wird eine wesent =
lich größere Neigung der Körperlängsachse beobachtet
($\sim 54^\circ$; vgl. SPAHMANN, 1973, unpubl.) und zwar in Rich =
tung der Horizontalprojektion des im Oberlichtbe =
reich neben dem Dunkelfeld vorkommenden Hellfeldes.
Es ist ohne weiters einzusehen, daß die Kompensation
einer (horizontalen!) Strömung nicht möglich ist,
wenn das Tier aufgrund der gegebenen Helligkeitsver =
teilung eine annähernd vertikale Ausrichtung der Kör =
perlängsachse bevorzugt. In der "Pelagialsituation"
erfolgt daher uneingeschränkte Drift. In der "Litoral =
situation" ist eine Driftkompensation am ehesten
möglich, wenn die vom Helligkeitsmuster im Oberlicht =
bereich induzierte, mehr horizontale Körperposition
der Strömung gerade entgegengesetzt ist. Nimmt man an,
dies sei der Fall, und die Strömung sei so gering, daß
die Tiere in der Lage sind, gegen sie voranzuschwimmen,
dann wird das Dunkelfeld im Oberlichtbereich umso
kleiner, je weitersich die Tiere von der Horizontüber =

höhung entfernen und desto mehr werden sie sich wieder aufrichten d.h. kleinere Winkel der Körperlängsachse zur Vertikalen einnehmen. Das bedeutet aber, daß die Bedingungen für eine Driftkompensation immer ungünstiger werden. Schließlich wird eine Entfernung von der Horizontüberhöhung erreicht, bei welcher die Körperposition so ungünstig ist, daß die Strömung gerade noch kompensiert werden kann, ein Voranschwimmen hingegen nicht mehr möglich ist. Trifft diese Vorstellung zu, dann würde der gefundene Unterschied am Kompensationsort für BYTHOTREPHEs auf der einen und die beiden Copepoden MIXODIAPTOMUS und HETEROCOPE auf der anderen Seite bedeuten, daß BYTHOTREPHEs auf feinere Unterschiede im Helligkeitsmuster des Oberlichtbereichs reagiert als die Copepoden. Mit anderen Worten: BYTHOTREPHEs reagiert auf einen wesentlich kleineren Anteil des Dunkelfeldes im Oberlichtbereich mit einer Horizontalisierung seiner Körperlängsachse als z.B. HETEROCOPE. Obgleich der unterschiedliche Augenbau - Komplexauge bei BYTHOTREPHEs, Naupliusauge bei HETEROCOPE und MIXODIAPTOMUS - einer derartigen Interpretation nicht im Wege steht, bedarf es weiterer Untersuchungen über den Zusammenhang zwischen Körperposition und Helligkeitsmuster im Oberlichtbereich, um die hier vorgebrachte Vorstellung einer genaueren Prüfung unterziehen zu können.

VI. ZUSAMMENFASSUNG.

1. Die vorliegende Arbeit behandelt das Verhalten pelagischer Crustaceen (*EUDIAPTOMUS GRACILIS*, *MESO = CYCLOPS LEUCKARTI*, *DAPHNIA CUCULLATA*, *CERIODAPHNIA QUADRANGULA* und *BOSMINA LONGIROSTRIS*) in der Strömung unter dem Einfluß verschiedener Helligkeiten bzw. Helligkeitsmuster. Die Analyse erfolgte a) durch Freilanduntersuchungen (Aufnahme der Horizontalverteilungen im Strömungsfeld des Abflusses zweier Seen: BANSEE/CHIEMGAU und KROTTENSEE/OBERÖSTERREICH, und im näheren und weiteren Uferbereich), b) durch Freilandexperimente im Strömungsgefälle des Seeabflußbereiches und c) durch Laborexperimente in einem Strömungskanal.

2. Im Zuge der Freilanduntersuchungen wird das Strömungsfeld beider Seen, insbesondere im Bereich des Seeabflusses beschrieben, so weit es für ruhige Witterungsabschnitte charakteristisch ist d.h. im wesentlichen durch den Zu- und Abfluß, nicht aber durch Windeinwirkung, bestimmt wird. Die Wahl der Seebereiche für die Aufnahme der Horizontalverteilung der planktischen Crustaceen und der Orte für die Freilandexperimente erfolgte anhand des gefundenen Strömungsbildes (Muster der Bahnlinien).

3. Aus dem Vergleich der Horizontalverteilungen planktischer Crustaceen innerhalb des zum Seeausflusses gerichteten Strömungsgefälles und innerhalb der gewählten übrigen Uferabschnitte ergibt sich folgendes:

- a) Bei hinreichender Helligkeit nehmen die Tierzahlen sowohl in Richtung Ufer wie auch in Richtung Seeausfluß, innerhalb relativ kurzer Distanz, auf fallend schnell ab.
- b) Bei Nacht wird diese Abnahme der Tierzahlen an allen Uferbereichen, mit Ausnahme im Bereich des zum Seeausfluß strömenden Wassers festgestellt. In diesem Fall bleiben die Tierdichten vom See bis

in den Seeausfluß im wesentlichen gleich.

4. Es wird gezeigt, daß die gefundenen tagesperiodischen Unterschiede in der Driftrate auf zwei verschiedene Ursachen zurückzuführen sind: a) Auf die im Zuge der tagesperiodischen Vertikalwanderung erfolgenden tagesperiodischen Unterschiede in der Besiedlung der oberflächlichen, zum Seeausfluß strömenden Wasserschichten und b) auf eine Verzögerung bzw. Verhinderung der Drift durch eine der Strömung entgegengerichtete Fortbewegung, die nur bei hinreichender Helligkeit möglich ist. Aufgrund dieser Befunde wird eine optische Kontrolle der Drift bzw. ihrer Kompensation gefordert.

5. Die Bedeutung der optischen Orientierung für die Verzögerung bzw. Verhinderung der Drift ergibt sich unter anderem aus folgenden Befunden:

- a) Die Tagesrhythmik der Driftrate bleibt auch dann erhalten, wenn der besondere Effekt der tagesperiodischen Vertikalwanderung ausgeschlossen werden kann, d.h. wenn die Tiere bei niedriger Tageshelligkeit (dicht bewölkter Himmel, Nebel) die oberflächlichen, in den Seeausfluß strömenden Wasserschichten bei Tag und Nacht besiedeln.
- b) Innerhalb des Strömungsgefälles werden nicht selten auffallende Tieransammlungen ("Kompositionszonen") gefunden, die aber nur bei hinreichender Helligkeit (in der Nacht auch bei Mondschein) auftreten.
- c) Bei Nacht und unter der schneebedeckten Eisschicht auch bei Tag bleiben die Tierzahlen im Strömungsgefälle im wesentlichen gleich. Entsprechendes beobachtet man unter allen getesteten Bedingungen bei Kleinformen des Zooplanktons (z.B. ASPLANCHNA PRIODONTA und den Naupliusstadien der Copepoden) und bei unbeweglichen Planktonorganismen (SYNEDRA ACUS ANGUSTISSIMA und CHLORELLA spec.). In diesen Fällen erfolgt die Drift nicht nur bei Dunkelheit, sondern auch bei Helligkeit.

6. Mit Hilfe einer eigens für diesen Zweck gebauten Strömungsröhre werden im näheren und weiteren Bereich des Seeausflusses Freilandexperimente mit EUDIAPTOMUS GRACILIS und DAPHNIA CUCULLATA bei Tag und bei Nacht durchgeführt. Die Driftkompensation ist in Ufernähe ausgeprägter als in größerer Entfernung vom Ufer.

7. Es wird eine aus Plexiglas angefertigte Strömungsanlage beschrieben, in welcher Direktbeobachtungen einzelner Planktonkrebse im Labor, bei verschiedenen Strömungsgeschwindigkeiten möglich sind.

8. In den Laborexperimenten wird das Verhalten von HETEROCOPE BOREALIS, MIXODIAPTOMUS LACINIATUS, DAPHNIA MAGNA, D. PULEX, D. LONGISPINA, POLYPHEMUS PEDICULUS und BYTHOTREPES LONGIMANUS bei stehendem und fließendem Wasser (Testbereich von 0 bis 1,4 cm/sec) und solchen Helligkeitsmustern untersucht, die im Prinzip den Pelagialbereich bzw. den Litoralbereich simulieren.

9. Die Laborexperimente beweisen die Fähigkeit der getesteten Crustaceen, Strömungen in Gegenwart geeigneter optischer Marken zu kompensieren bzw. gegen sie voranzuschwimmen.

10. Es wird gezeigt, daß der Driftkompensation in der Regel das typische Uferfluchtverhalten zugrunde liegt: Eine Driftverhinderung ist nur möglich, wenn aufgrund der räumlichen Helligkeitsverteilung eine Schwimmrichtung gewählt wird, die der Strömung entgegengesetzt ist. Eine der Strömungsrichtung genau entgegengesetzte Schwimmrichtung wird nur dann gewählt, wenn die Symmetrieebene des Helligkeitsmusters innerhalb des doppelten Grenzwinkels mit der Strömungsrichtung zusammenfällt. Darüber hinaus kompensieren die meisten Tiere (HETEROCOPE BOREALIS, MIXODIAPTOMUS LACINIATUS, POLYPHEMUS PEDICULUS, DAPHNIA MAGNA, D. PULEX und D. LONGISPINA) die Strömung

nur unter der Voraussetzung, daß das Feld größter Helligkeit im Helligkeitsmuster des Oberlichtbereichs "strom = aufwärts" gelegen ist. In einigen Fällen (HETEROCOPE und POLYPHEMUS) erfolgt die Kompensation auch bei genau entgegengesetzter Lage des Feldes größter Helligkeit.

11. Die Orte bevorzugter Strömungskompensation liegen in einem bestimmten Abstand zur Hell/Dunkelgrenze des gebotenen Helligkeitsmusters. Diese Abstände differieren bei den verschiedenen Krebsen. Solche mit relativ gut ausgebildeten Komplexaugen, wie BYTHOTREPHEs zeigen den größten Abstand. Es folgen die Daphnienarten (D. MAGNA, D. PULEX, D. LONGISPINA) und POLYPHEMUS. Den geringsten Abstand wählen die beiden Vertreter mit Naupliusaugen: MIXODIAPTOMUS und HETEROCOPE. Der gefundene unterschiedliche Abstand wird mit den verschiedenen Anteilen des Dunkelfeldes im Oberlichtbereich in Zusammenhang gebracht.

12. Die Fähigkeit der getesteten Crustaceen, Strömungen zu kompensieren, ist aufgrund der maximal erreichbaren Eigengeschwindigkeiten auch unter einem geeigneten optischen Helligkeitsmuster sehr begrenzt. Kurzfristig werden von den einzelnen Vertretern folgende Geschwindigkeiten kompensiert:

DAPHNIA MAGNA	: 1,1 cm/sec
DAPHNIA PULEX	: 1,0 cm/sec
DAPHNIA LONGISPINA	: 0,7 cm/sec
HETEROCOPE BOREALIS	: 1,9 cm/sec
MIXODIAPTOMUS LACINIATUS	: 0,7 cm/sec
POLYPHEMUS FEDICULUS	: 1,2 cm/sec
BYTHOTREPHEs LONGIMANUS	: 1,4 cm/sec

Für länger andauernde Kompensationen erniedrigen sich die hier angegebenen Strömungsgeschwindigkeiten sicher erheblich.

VII. LITERATUR.

1. BROOK, A.J. & WOODWARD, W.B. (1956): Some observations on the effects of water inflow and outflow on the plankton of small lakes. - J. of Animal Ecology 25: 22 - 35.
2. BURCKHARDT, G. (1910): Hypothesen und Beobachtungen über die Bedeutung der vertikalen Planktonwanderung. - Int. Rev. Hydrobiol., 3 : 156 -172.
3. DIRMHORN, I. (1964): Das Strahlungsfeld im Lebensraum. - Akad. Verl. Ges., Frankfurt/Main.
4. EINSELE, W. (1960): Die Strömungsgeschwindigkeit als beherrschender Faktor bei der limnologischen Gestaltung der Gewässer. - Österr. Fischerei Suppl. 1 : 6 - 30.
5. FOREL, F.A. (1874-1897) : Matériaux pour servir à l'étude de la faune profonde du Lac Léman. - Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 13 - 16: 1 -164
6. FRAENKEL, G.S. & GUNN, D.L. (1961): The orientation of animals. - Dover Publications, Inc. New York
7. HARRIS, I.E. & WOLFE, U.K. (1955): A laboratory study of vertical migration. - Proc. Roy. Soc. London Ser. B. 144; 329 - 354.
8. LINDAUER, M. (1963): Allgemeine Sinnesphysiologie. Orientierung im Raum. - Fortschr. d. Zool. 16 : 58 - 140.
9. PREISLER, K. (1974): Vergleichende ökologisch-physiologische Untersuchungen an Pelagial- und Litoralrotatorien unter Berücksichtigung der räumlichen Helligkeitsverteilung. - Inaugural Dissertation München.

10. RAGOTZKIE, R.A. & BRYSON, R.A. (1953): Correlation of currents with the distribution of adult DAPHNIA in LAKE MENDOTA. - J. of Marine Research Vol. 12, No. 2: 157 - 172
11. RUTTNER, F. (1956): Einige Beobachtungen über das Verhalten des Planktons in Seeabflüssen. - Österr. Bot. Zeitschrift, 103 : 98 - 109.
12. SCHRÖDER, R. (1959): Die Vertikalwanderung des Crustaceenplanktons der Seen des südlichen Schwarz = waldes. - Arch. Hydrobiol. Suppl. 25, Falkau-Arb. 14: 1 - 43.
13. SCHRÖDER, R. (1967): Verhalten von CYCLOPS ABYSSORUM in der Strömung. - Arch. Hydrobiol. Suppl. 33, Falkau-Arb. VI : 84 - 91
14. SIEBECK, O. (1960): Untersuchungen über die Vertikal = wanderung planktischer Crustaceen unter Berück = sichtigung der Strahlungsverhältnisse. - Int. Rev. ges. Hydrobiol. 45: 381 - 454
15. SIEBECK, O. (1963): Experimente im Litoral zum Prob = lem der "Uferflucht" planktischer Crustaceen". Verh. d. Deutsch. Zoolog. Ges. in München : 388 - 396.
16. SIEBECK, O. (1968): Uferflucht und optische Orien = tierung pelagischer Crustaceen. - Arch. Hydrobiol. Suppl. 35 : 1 - 118.
17. SIEBECK, O. & FARWICK, G. (1971): Strömungsexperimente mit dem Planktonkrebs DAPHNIA LONGISPINA HYALINA. - Carinthia II, Sonderheft 31 : 159 - 174
18. SIEBECK, O. (1973): Untersuchungen zur Biotopbindung einheimischer Pelagial-Crustaceen. - Verh. d. Ges. f. Ökologie in Saarbrücken: 11 - 24

19. SMITH, F.E. & BAYLOR, E.R. (1953): Color responses in Cladocera and their ecological significance. - Amer.Nat. 87: 49- 55.
20. SOEDER, C.J. (1967): Tagesperiodische Vertikalwanderung bei den begeißelten Planktonalgen. - Umschau 1967, Heft 12 : 388
21. SPAHMANN, J. (1973): Untersuchungen zur Analyse der Uferflucht von MIXODIAPTOMUS LACINIATUS. - Diplom-Arbeit am Zoolog.Inst.d.Univ.München.
22. UBRIG, H. (1952): Der Einfluß von Sauerstoff und Kohlendioxid auf die taktischen Bewegungen einiger Wassertiere. - Z.vgl.Physiologie 34: 479 - 507.
23. WASMUND, E. (1927/28): Die Strömungen im Bodensee. - Int.Rev.ges.Hydrobiol. 18 und 19.
24. WOLTERECK, R. (1908): Plankton und Seeausfluß. - Int.Rev.ges.Hydrobiol.Bd.I : 303 - 304
25. ZACHARIAS, O. (1895): Über die wechselnde Quantität des Planktons im GROSSEN FLÖNER SEE. - Plöner Forsch.Ber. 3 : 97 - 177

VIII. ANHANG.

1. Abbildungen zu Kapitel II.2. - Vergleich der horizontalen Planktonverteilung innerhalb und außerhalb des zum Seeausfluß strömenden Wasserkörpers - Abbildungen : 1 - 11.

2. Abbildungen zu Kapitel II.3. - Die horizontale Planktonverteilung innerhalb des zum Seeausfluß strömenden Wasserkörpers unter dem Einfluß von tageszeitlich- und witterungsbedingten Helligkeitsunterschieden.- Abbildungen: 12 - 20.

a)

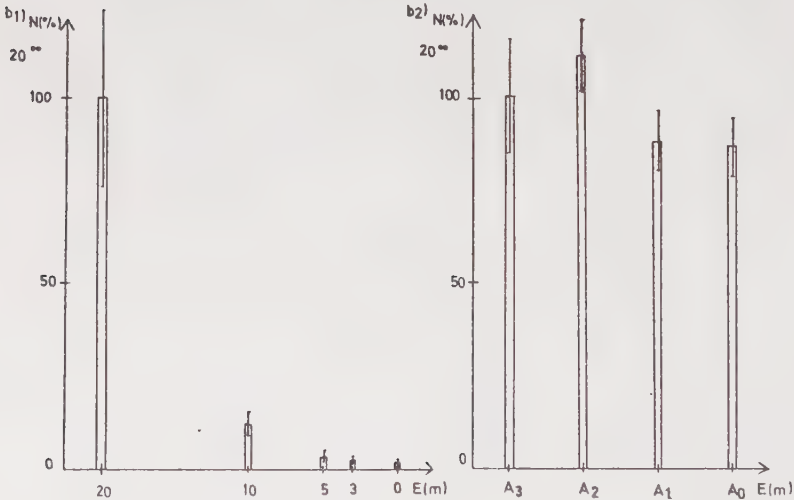
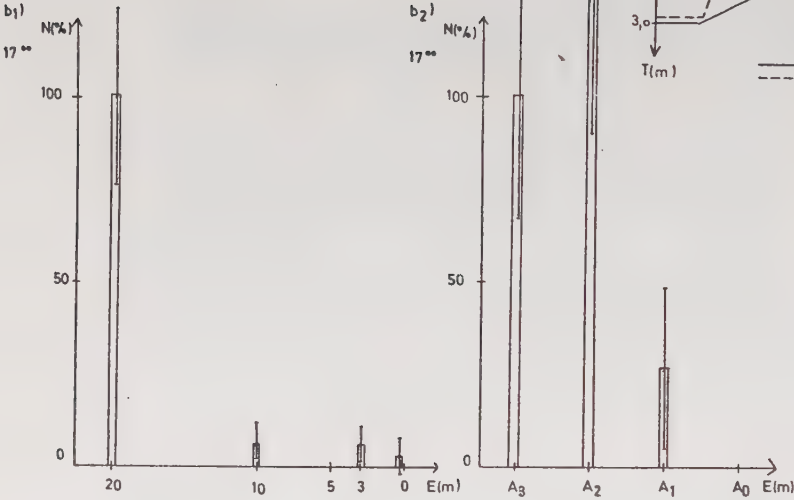
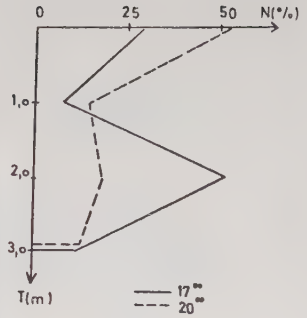


Abb.1: Verteilungsbilder von *BOSMINA LONGIROSTRIS* im BANSEE, am 22.4.74, um 17 bzw. 20 Uhr.

a) Vertikalverteilung in der Seemitte,

b) Horizontalverteilung: b1) entlang Linie I; b2) im Ausflußbereich (vgl. Abb.6). Abszisse: Entfernung vom Ufer(m), Ordinate: Tierzahlen in Prozent, auf den jeweils am weitesten seewärts erzielten Fang bezogen.

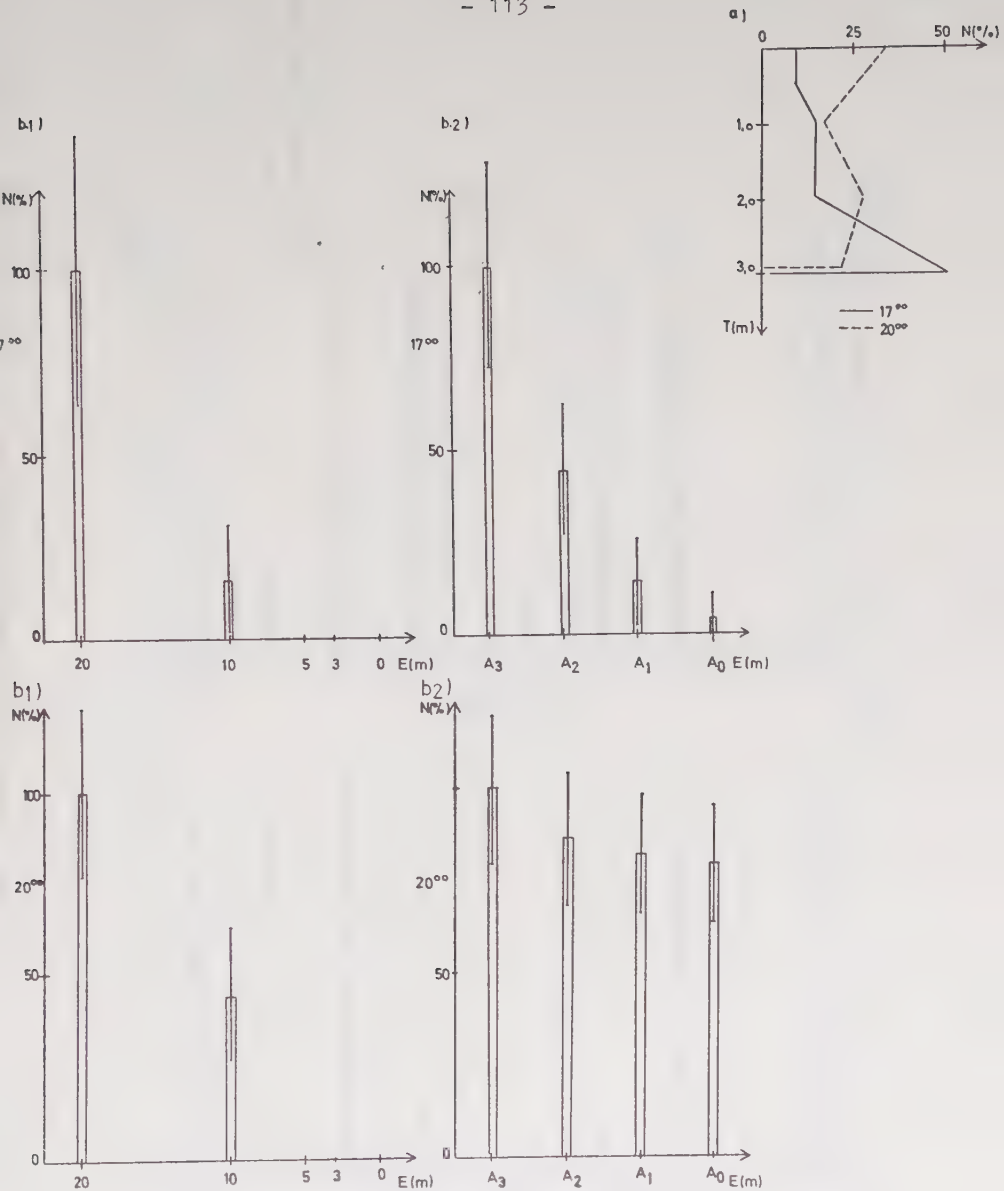


Abb.2: Verteilungsbilder von *BOSMINA LONGIROSTRIS* im BANSEE, am 24.4.74, um 17 bzw. 20 Uhr.
a) Vertikalverteilung in der Seemitte,
b) Horizontalverteilung: b1) entlang Linie III; b2) im Ausfluß = bereich. Abszisse: Entfernung vom Ufer (m); Ordinate: Tier = zahlen in Prozent, auf den jeweils am weitesten seewärts erzielten Fang bezogen.

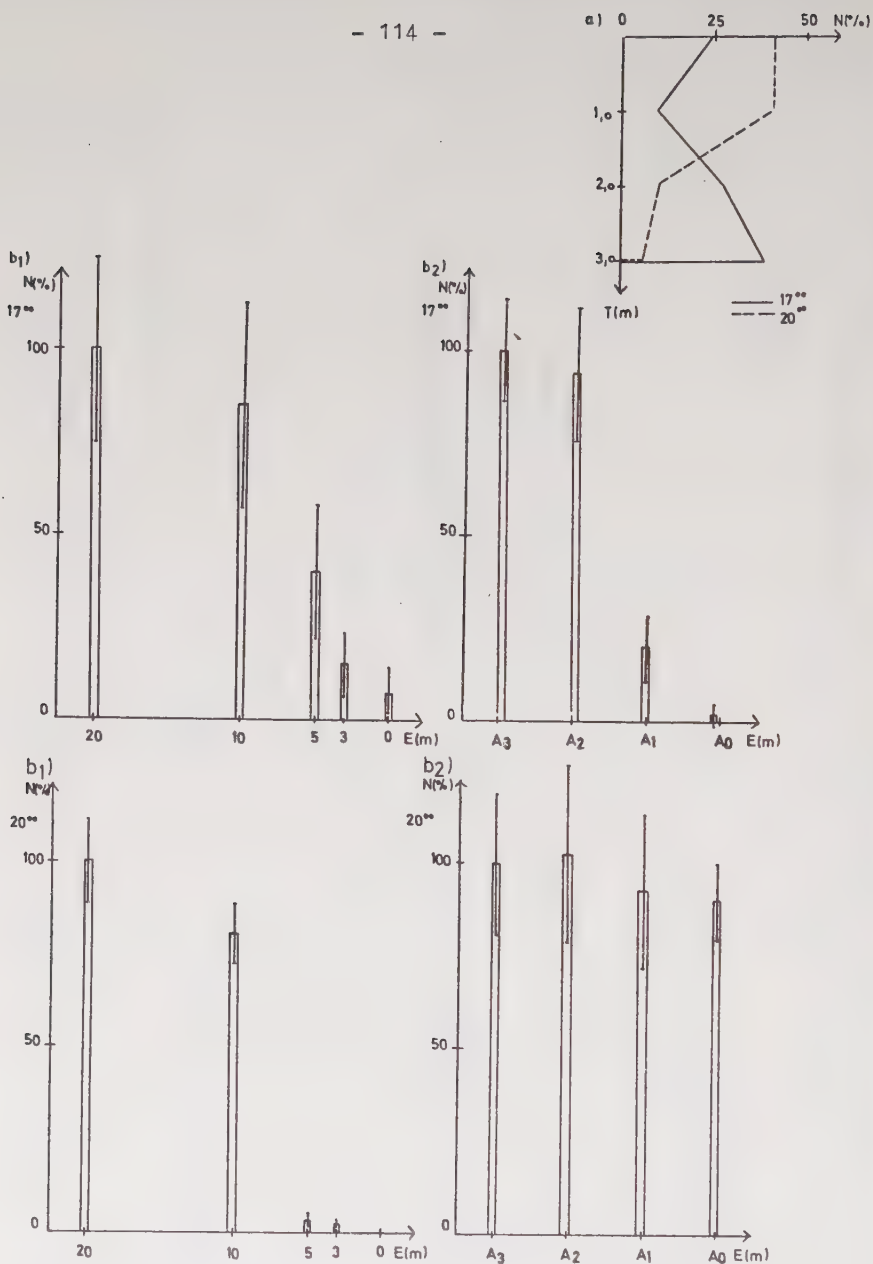


Abb.3 : Verteilungsbilder von BOSMINA LONGIROSTRIS im BANSEE, am 25.4.74, um 17 bzw. 20 Uhr.
a) Vertikalverteilung in der Seemitte, b) Horizontalverteilung : b1) entlang Linie IV; b2) im Ausflußbereich. Abszisse: Entfernung vom Ufer (m); Ordinate: Tierzahl in Prozent, auf den jeweils am weitesten seewärts erzielten Fang bezogen.

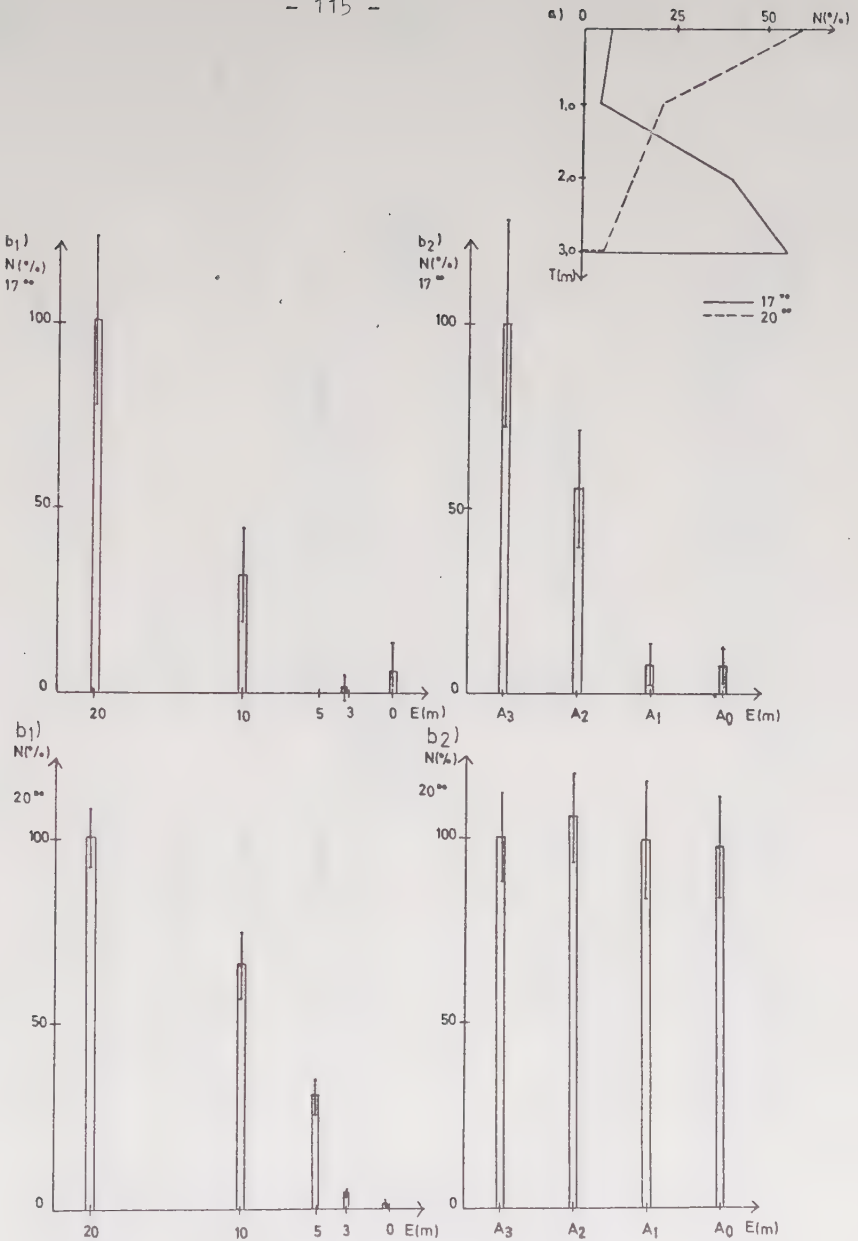


Abb.4 : Verteilungsbilder von *MESOCYCLOPS LEUCKARTI* im BANSEE, am 23.4.74, um 17 bzw. 20 Uhr.
a) Vertikalverteilung in der Seemitte;
b) Horizontalverteilung: b1) entlang Linie II; b2) im Ausflußbereich. Abszisse: Entfernung vom Ufer (m); Ordinate: Tierzahl in Prozent, auf den jeweils am weitesten seewärts erzielten Fang bezogen.

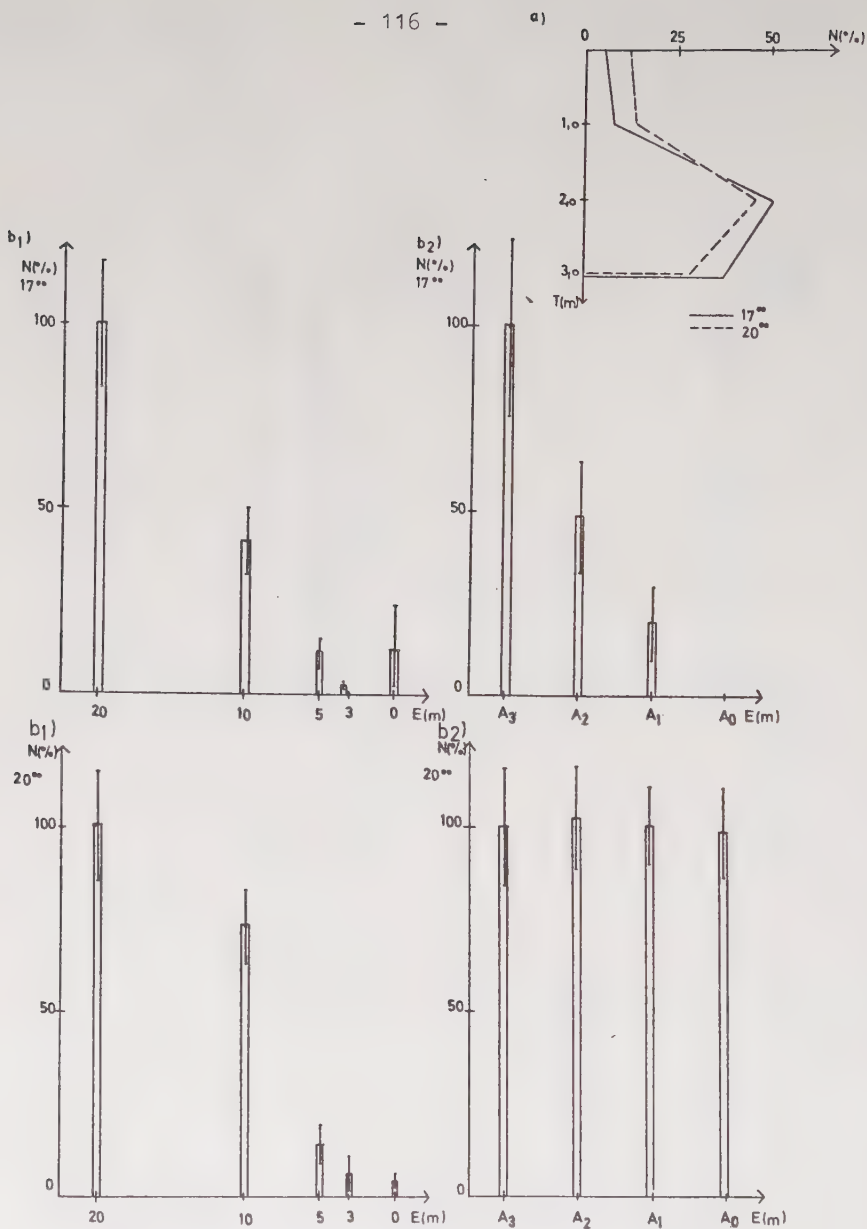


Abb.5 : Verteilungsbilder von *MESOCYCLOPS LEUCKARTI* im BANSEE, am 24.4.74 um 17 bzw. 20 Uhr.
a) Vertikalverteilung in der Seemitte,
b) Horizontalverteilung: b1) entlang Linie III; b2) im Ausflußbereich. Abszisse: Entfernung vom Ufer (m);
Ordinate: Tierzahl in Prozent, auf den am weitesten seewärts erzielten Fang bezogen.

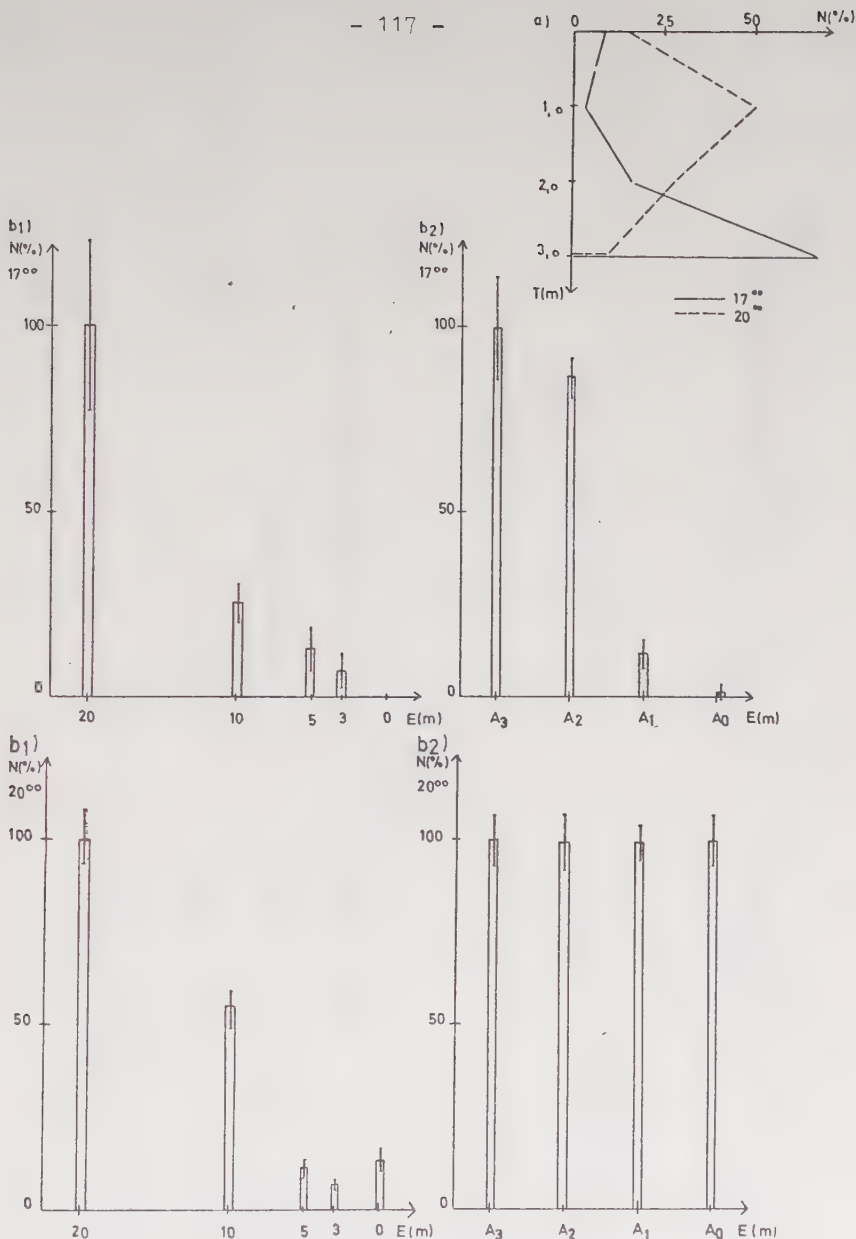


Abb.6: Verteilungsbilder von *MESOCYCIOPS LEUCKARTI* im BANGSEE, am 25.4.74, um 17 bzw. 20 Uhr.
a) Vertikalverteilung in der Seemitte;
b) Horizontalverteilung: b1) entlang Linie IV; b2) im Ausflußbereich. Abszisse: Entfernung vom Ifer (m);
Ordinate: Tierzahl in Prozent, auf den jeweils am weitesten seewärts erzielten Fang bezogen.

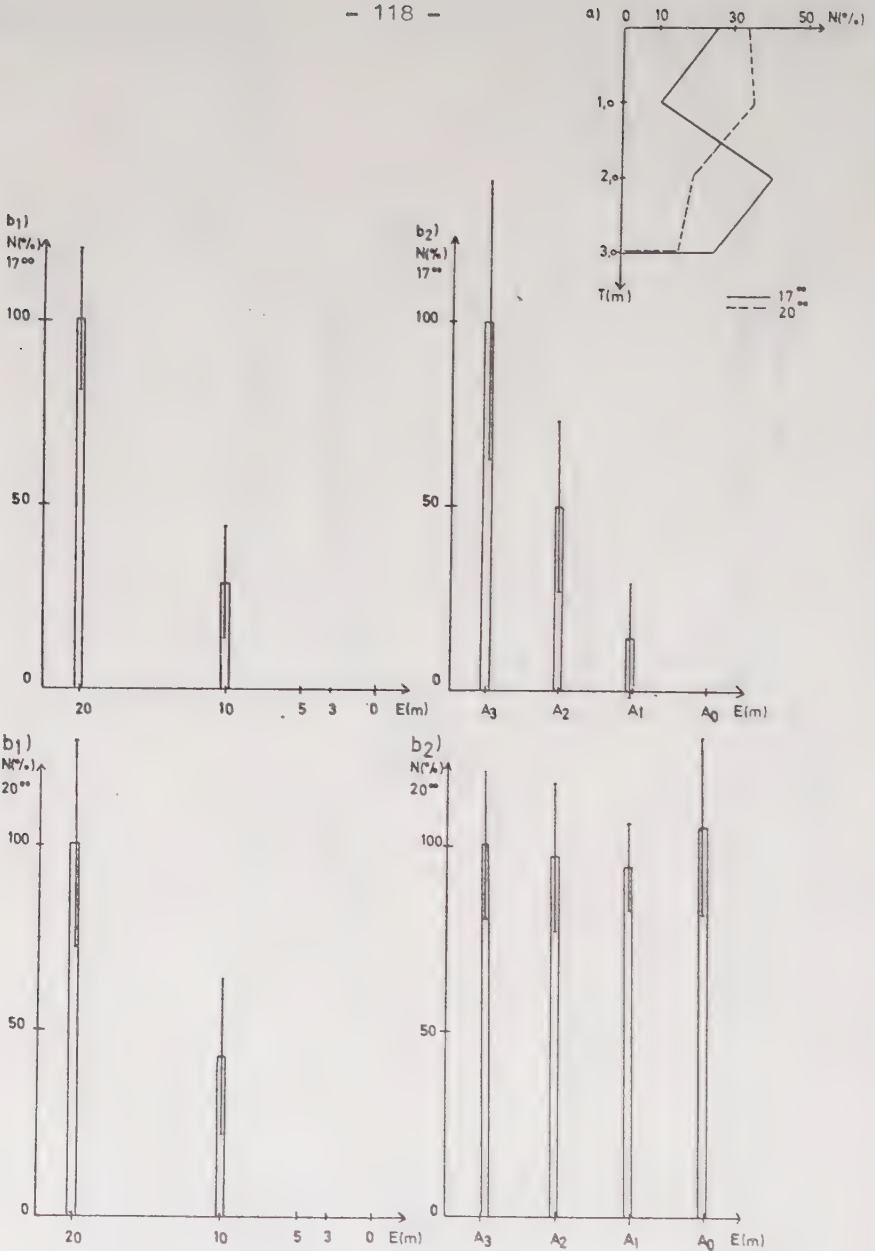


Abb.7: Verteilungsbilder von *EUDIAPTOMUS GRACILIS* im BANSEE, am 22.4.74 um 17 bzw. 20 Uhr.
a) Vertikalverteilung in der Seemitte;
b) Horizontalverteilung: b1) entlang Linie I; b2) im Ausflußbereich. Abszisse: Entfernung vom Ufer (m); Ordinate: Tierzahl in Prozent, auf den jeweils am weitesten seewärts erzielten Fang bezogen.

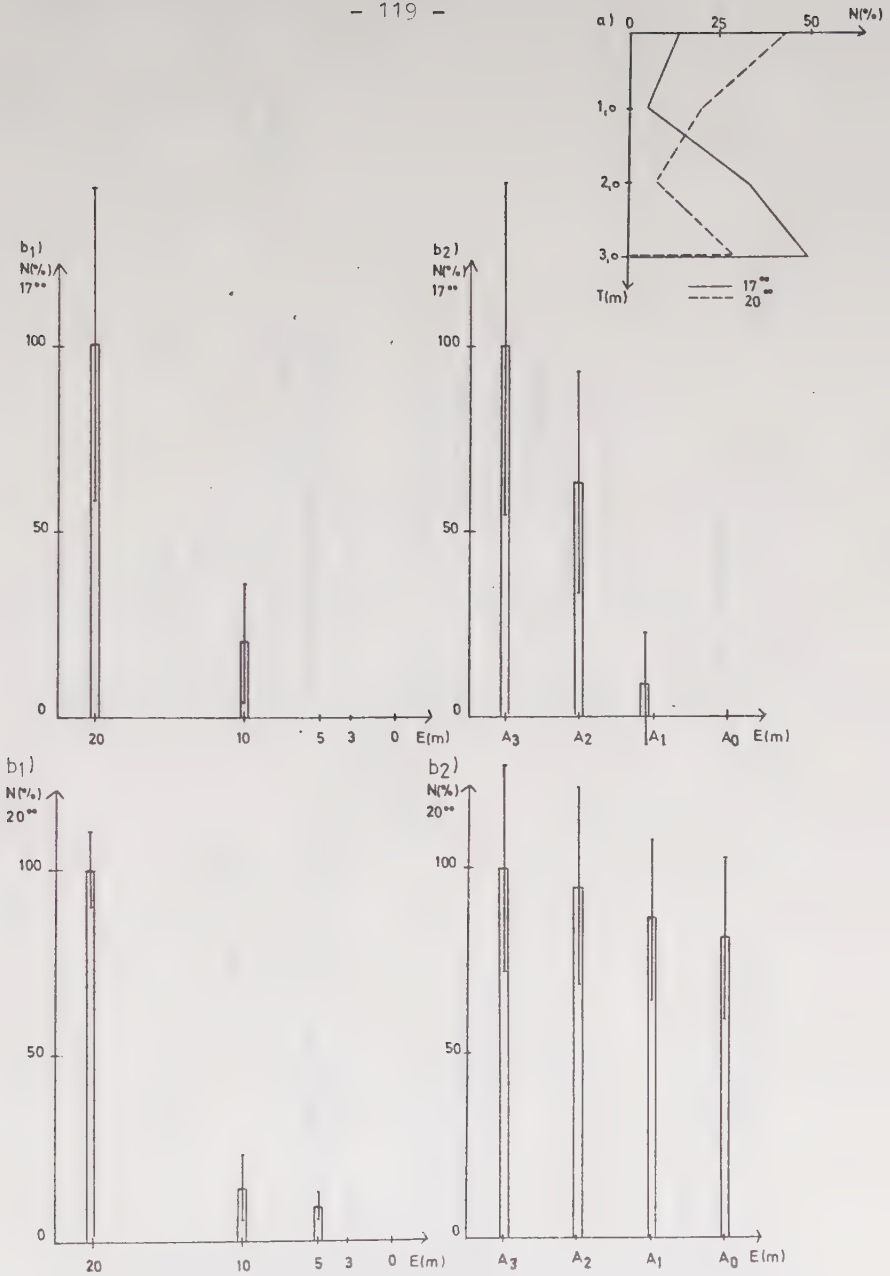


Abb.8: Verteilungsbilder von EUDIAPTOMUS GRACILIS im BANSÉE, am 23.4.74, um 17 bzw. 20 Uhr.
a) Vertikalverteilung in der Seemitte;
b) Horizontalverteilung: b1) entlang Linie II; b2) im Ausflußbereich. Abszisse: Entfernung vom Ufer (m); Ordinate: Tierzahl in Prozent, auf den jeweils am weitesten seewärts erzielten Fang bezogen.

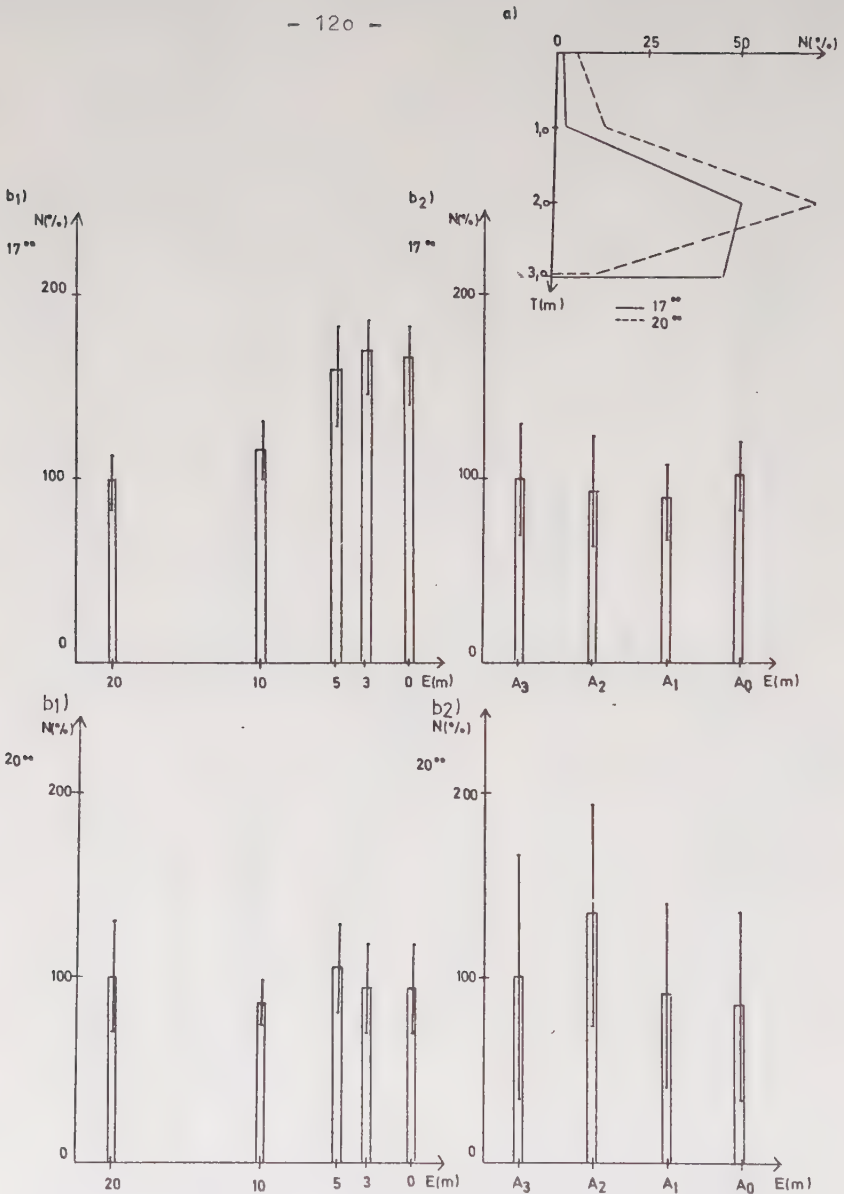


Abb.9 : Verteilungsbilder von *ASPLANCHNA PRIODONTA* im BANSEE, am 22.4.74 um 17 bzw. 20 Uhr.
a) Vertikalverteilung in der Seemitte;
b) Horizontalverteilung: b1) entlang Linie I; b2) im Ausflußbereich. Abszisse: Entfernung vom Ufer (m); Ordinate: Tierzahl in Prozent, auf den jeweils am weitesten seewärts erzielten Fang bezogen.

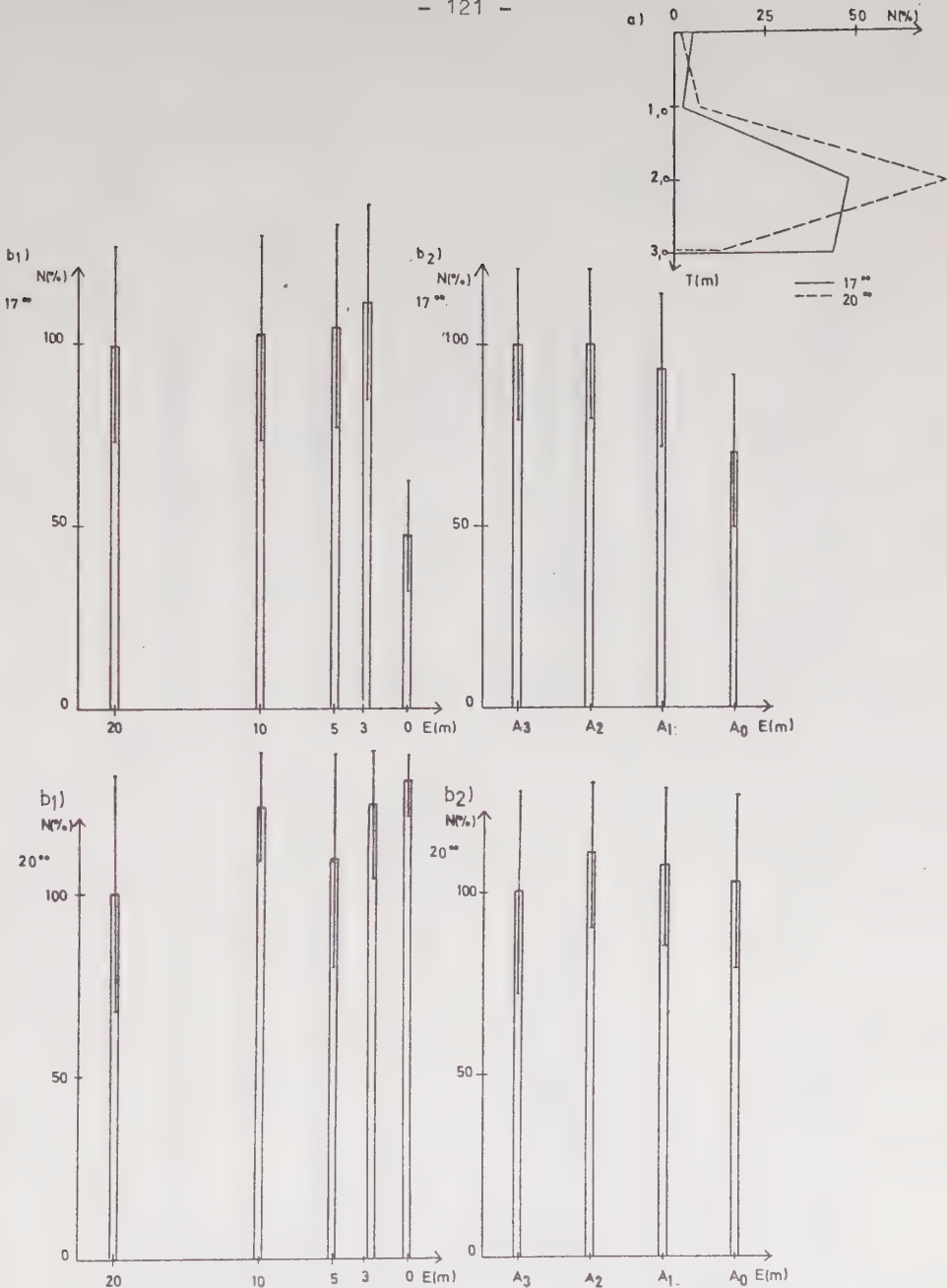


Abb.10: Verteilungsbilder von *ASPLANCHNA PRIODONTA* im BÄNSEE, am 23.4.74, um 17 bzw. 20 Uhr.
a) Vertikalverteilung in der Seemitte;
b) Horizontalverteilung: b1) entlang Linie II; b2) im Ausflußbereich. Abszisse: Entfernung vom Ufer (m); Ordinate: Tierzahl in Prozent, auf den am weitesten seewärts erzielten Fang

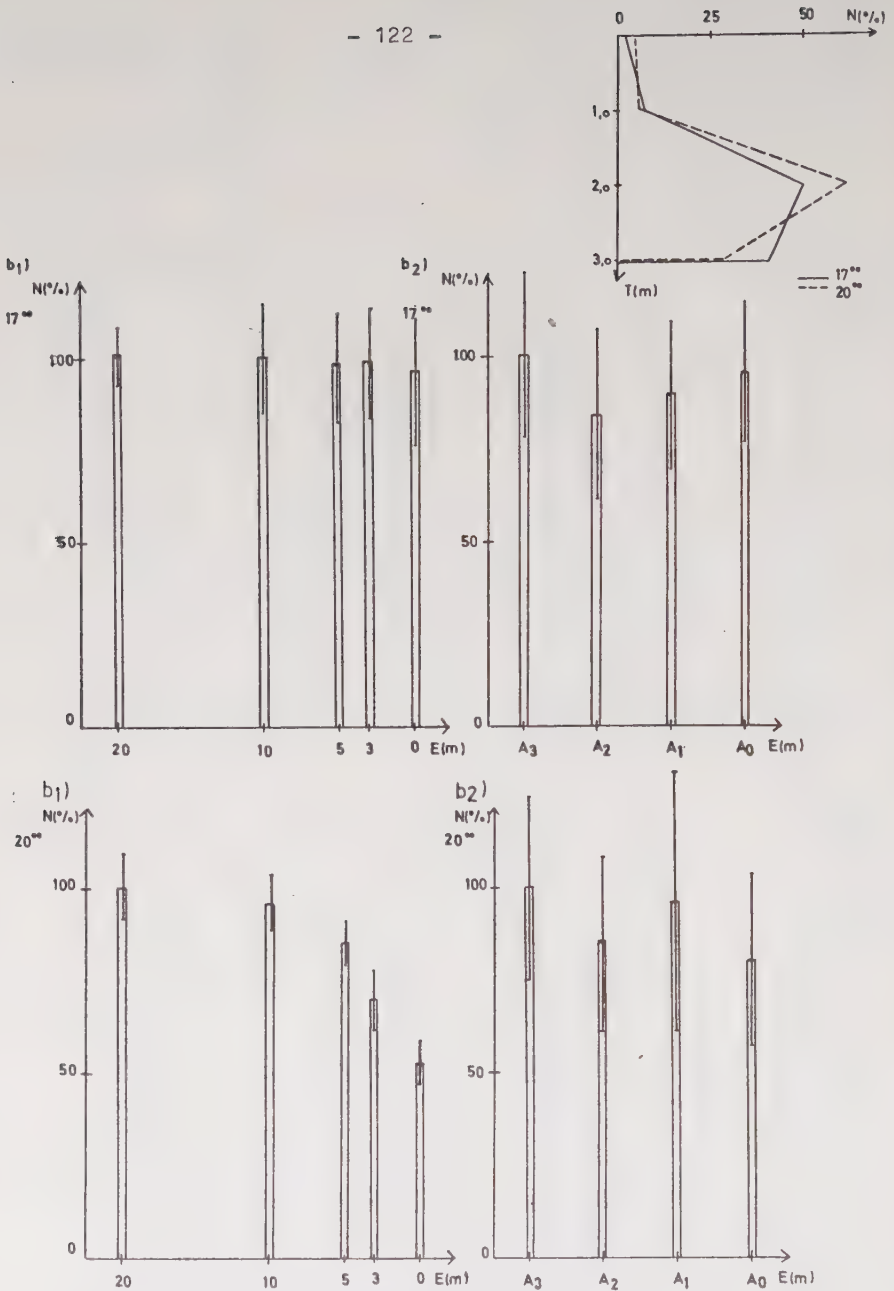


Abb.11: Verteilungsbilder von *ASPLANCHNA PRIODONTA* im BANSEE, am 24.4.74, um 17 bzw. 20 Uhr.
a) Vertikalverteilung in der Seemitte;
b) Horizontalverteilung: b1) entlang Linie III; b2) im Ausfluß = Bereich. Abszisse: Entfernung vom Ufer (m); Ordinate: Tier = zahl in Prozent, auf den jeweils am weitesten seewärts er = zielten Fang bezogen.

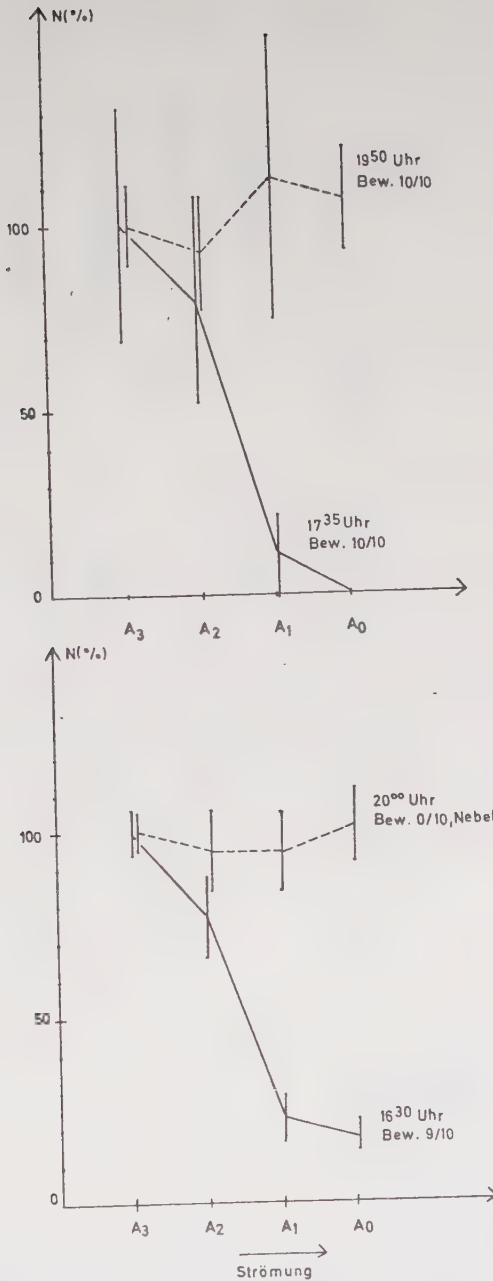


Abb.12: Horizontalverteilung von *DAPHNIA CUCULLATA* im BANSEE, am 21.5.71 (oben) und am 16.11.71 (unten) inner = halb des Ausflußbereichs. Abszisse: Entnahmestationen (A3-A0); Ordinate: Tierzahl/3 l Wasser (in Prozent, der bei A3 (= 100 %) gefundenen Individuen) (vgl. Abb.6).

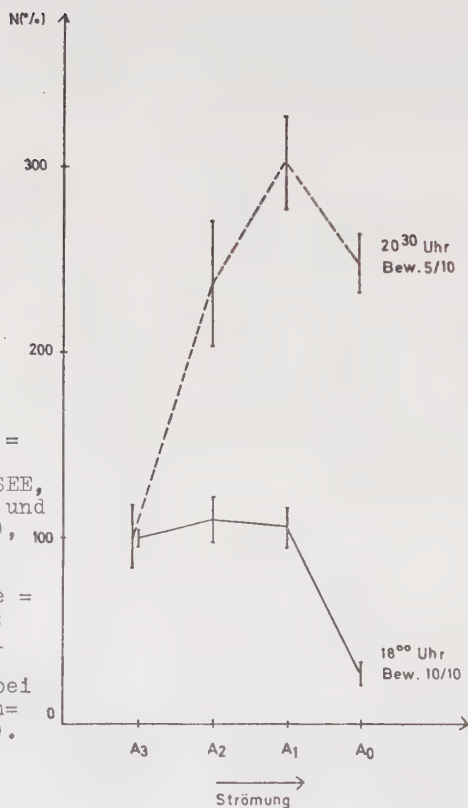
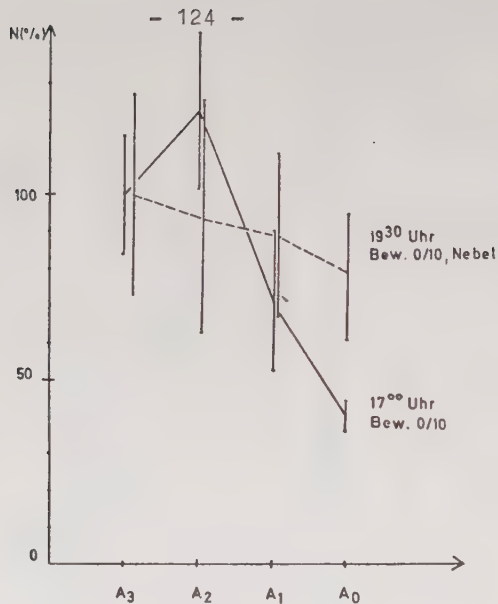


Abb.13:
Horizontalverteilung von DAPHNIA CUCULLATA im BANSEE, am 20.9.71 (oben) und am 18.6.71 (unten), innerhalb des Ausflußbereichs. Abszisse: Entnahmestationen (A3-A0); Ordinate: Tierzahl pro 3 l Wasser (in Prozent, der bei A3 (=100 %) gefundenen Individuen).

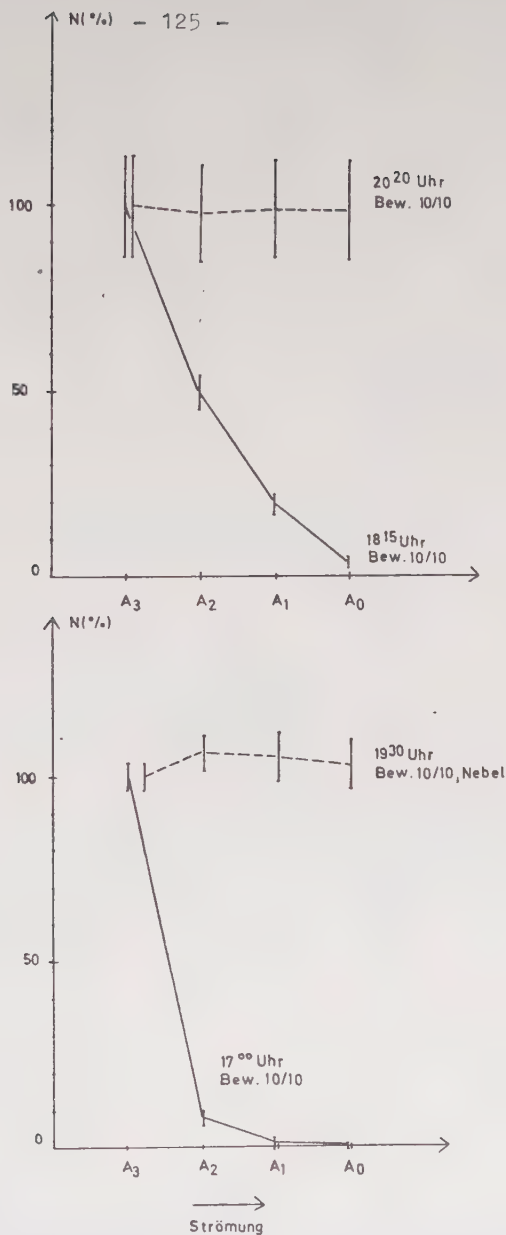


Abb.14: Horizontalverteilung von CERIODAPHNIA QUADRANGULA im BANSEE, am 19.6.71 (oben) und am 13.9.71 (unten).
Abszisse: Entnahmestationen (A₃-A₀); Ordinate: Tierzahl/ 3 l Wasser (in Prozent, der bei A₃ (= 100 %) gefundenen Individuen).

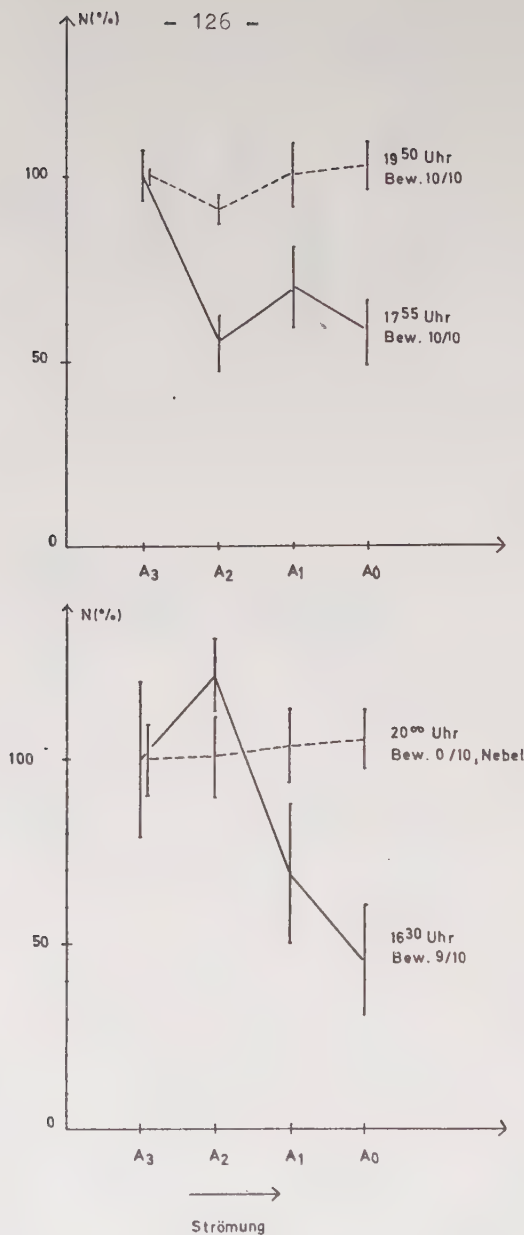


Abb.15: Horizontalverteilung von *BOSMINA LONGIROSTRIS* im BANSEE, am 21.5.71 (oben) und am 16.11.71 (unten).
 Abszisse: Entnahmestationen(A₃-A₀); Ordinate:
 Tierzahl/3 l Wasser (in Prozent, der bei A₃ (= 100 %) gefundenen Individuen).

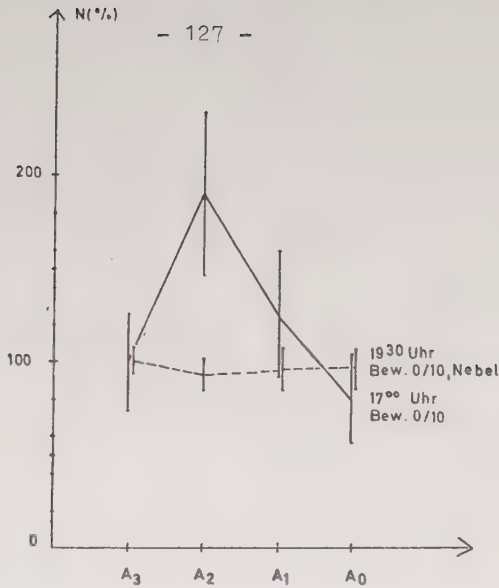
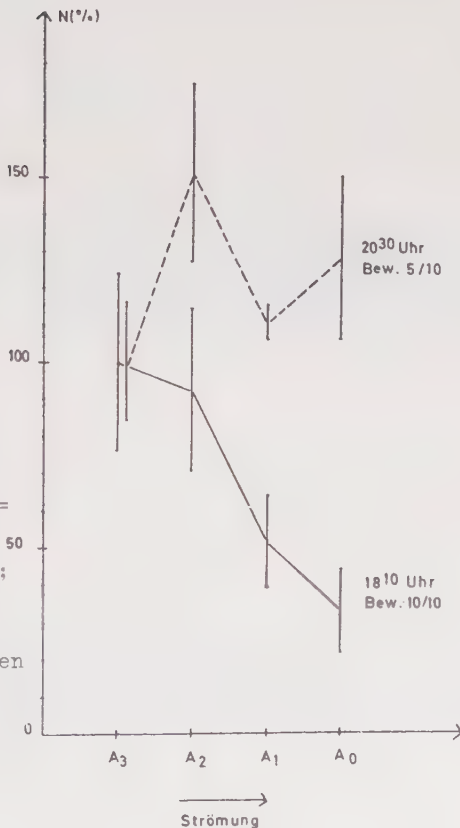


Abb. 16:
Horizontalverteilung von *BOSMINA LONGIROSTRIS* im BANSEE, am 20.9.71 (oben) und am 18.6.71 (unten), innerhalb des Ausflußbereichs.
Abszisse: Entnahmestationen (A3-A0);
Ordinate: Tierzahl pro 3 l Wasser (in Prozent, der bei A3 (= 100 %) gefundenen Individuen).



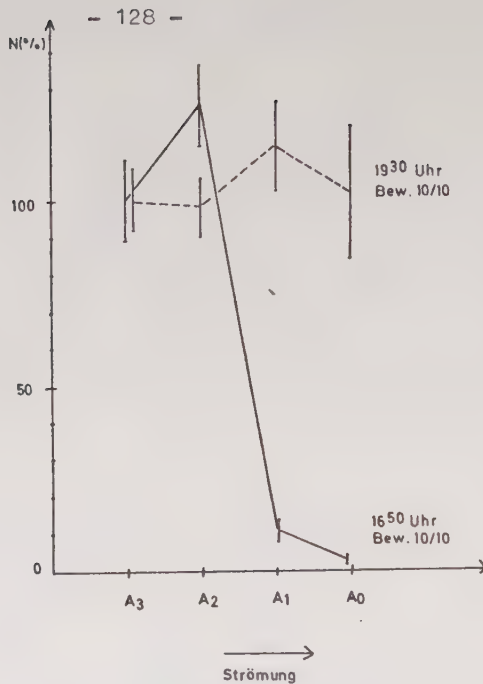


Abb.17: Horizontalverteilung von *BOSMINA LONGIROSTRIS* im BANSEE, am 26.4.71. innerhalb des Abflußbereichs.
 Abszisse: Entnahmestationen (A3-A0);
 Ordinate: Tierzahl/3 l Wasser (in Prozent, der bei A3 (= 100 %) gefundenen Individuen).

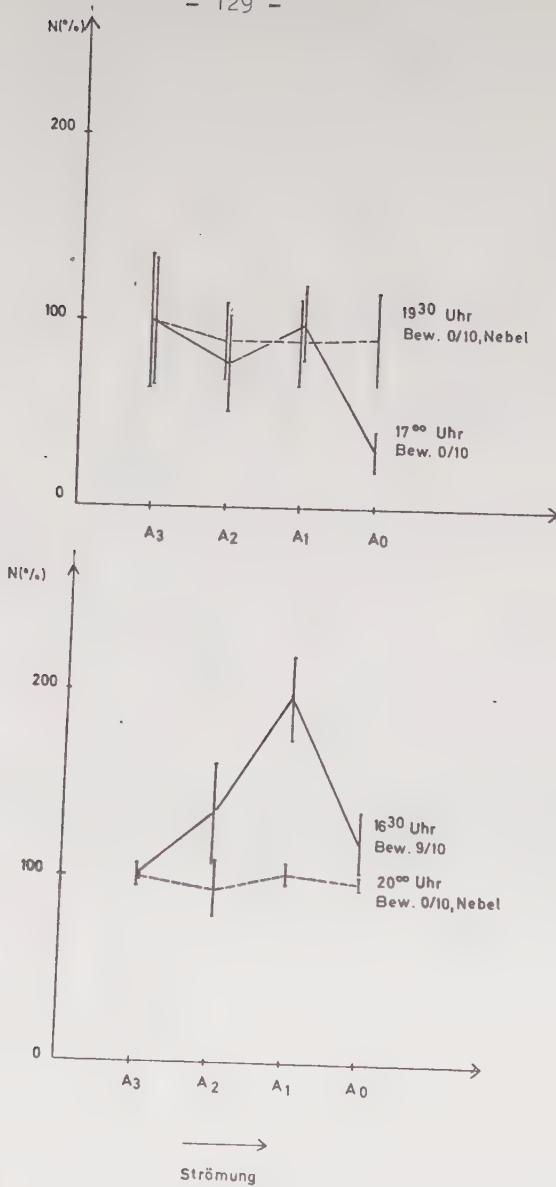


Abb.18 : Horizontalverteilung von EUDIAPTOMUS GRACILIS im BANSEE, am 20.9.71 (oben) und am 16.11.71 (unten), innerhalb des Abflußbereichs. Abszisse: Entnahme = stationen (A3-A0); Ordinate: Tierzahl/3 l Wasser (in Prozent, der bei A3 (= 100 %) gefundenen Individuen).

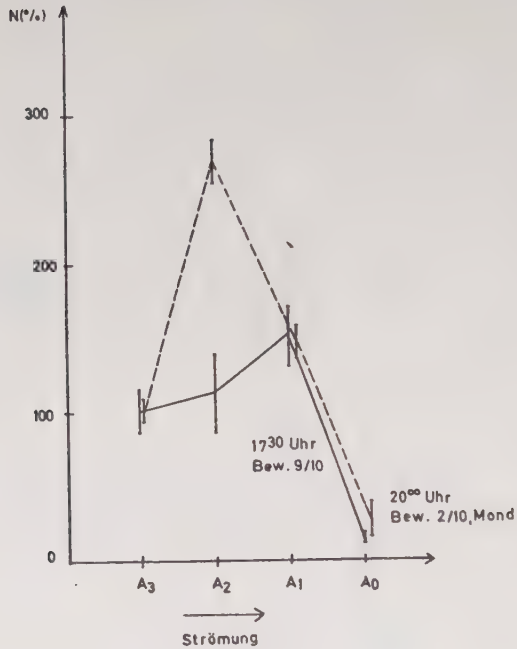


Abb.19: Horizontalverteilung von EUDIAPTOMUS GRACILIS im BANSEE am 2.9.71, innerhalb des Abflußbereichs. Abszisse: Entnahmestationen (A3-A0); Ordinate: Tierzahl/3 l Wasser (in Prozent, der bei A3 (= 100 %) gefundenen Individuen).

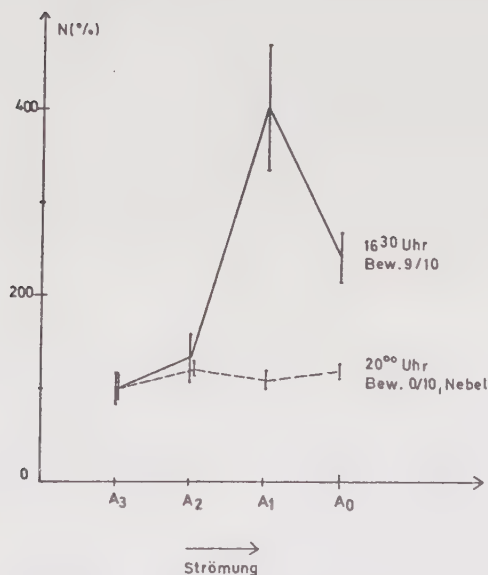
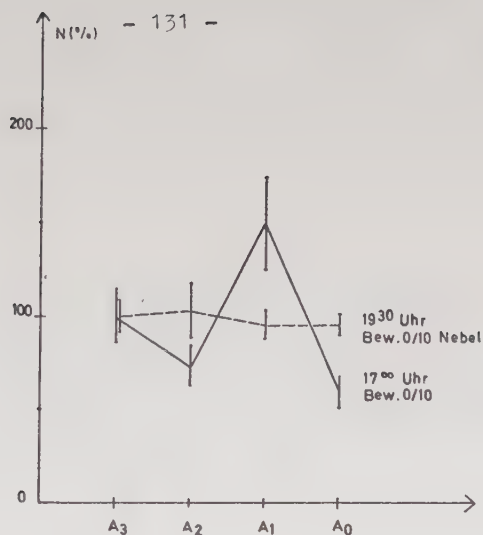


Abb. 20: Horizontalverteilung von MESOCYCLOPS LEUCKARTII im BANSEE, am 13.9.71 (oben) und am 20.9.71 (unten), innerhalb des Abflußbereichs.
 Abszisse: Entnahmestationen (A3-A0);
 Ordinate: Tierzahl/ 3 l Wasser (in Prozent, der bei A3 (= 100 %) gefundenen Individuen).

Meinem Lehrer, Herrn Prof. Dr. Otto Siebeck danke ich herzlich für die Überlassung des Themas, die großzügige Unterstützung und das stete Interesse am Fortgang der Arbeit.

Mein Dank gilt auch Herrn Franz Höfler für die Anfertigung der Experimentiergeräte.

Lebenslauf

A. Persönliche Daten.

Am 6. September 1941 wurde ich als Sohn des Malers Alfons Regnauer und seiner Ehefrau Maria, geb. Mayer, in Seebruck am Chiemsee geboren.

In der Zeit vom 15. Oktober 1962 bis 14. Oktober 1965 war ich als Soldat auf Zeit bei der Deutschen Bundeswehr.

Am 9. Mai 1970 habe ich Anke Regnauer, geb. Möller, geheiratet.

B. Schulausbildung.

Volksschule: Vom 1.9.47 - 15.7.52 in Seebruck am Chiemsee.

Höhere Schule: Ab 1. September 1952 am Gymnasium mit Oberrealschule in Traunstein (Obb.).

Abitur: 18. Juli 1962

C. Studium

Beginn: TH München: WS 1965/66 bis SS 1968

Wechsel zur Universität : WS 1968/69

Beendigung: Staatsexamen in Biologie und Chemie im Mai 1973.

Beginn der Promotion: Frühjahr 1971 bei Prof. Dr. O. Siebeck am Zoologischen Institut der Universität München.

Seit 1.9.73 Verwalter einer wissenschaftlichen Assistentenstelle am Zoologischen Institut der Universität München.

München, den 19. Juni 1975

